Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **2**, 1980,
section B, nº 2 : 83-144.

Documents tératologiques pour servir à l'étude morphologique des Angiospermes

par Pierre Dupuy et Michel Guédès *

Résumé. — Une série de phénomènes tératologiques spontanés et expérimentalement induits chez diverses Angiospermes par l'action de l'acide 2.4 dichlorophénoxyacétique permet de mieux comprendre divers aspects de leur morphologie normale. Les problèmes ainsi abordés concernent d'abord la morphologie foliaire (formation de scyphies marginales et laminales sur les limbes, transformation de folioles en scyphies, dichotomie foliaire). La phyllotaxie florale est ensuite comparée à la phyllotaxie végétative par l'étude de fleurs phyllodiques. Divers points de morphologie florale sont enfin examinés : morphologie des écailles nectarifères de *Ranunculus*, formation de scyphies marginales et laminales sur les pétales de *Clarkia* et leur transformation en étamines foliolaires, polymérie secondaire des androcées étudiée directement chez *Philadelphus* et éclairée par les phénomènes décrits chez *Clarkia*, involution et révolution des marges pétalaires dans les corolles gamopétales de *Cucurbita* et *Datura* et interprétation des lames catacorollaires des fleurs doubles de *Datura*, signification de la paracorolle des Narcisses, diplophyllie staminale chez *Tropaeolum* et *Ranunculus*. L'étroite similarité des aptitudes morphogénétiques des phyllomes végétatifs et floraux est à nouveau soulignée.

Abstract. — Spontaneous and experimentally induced terata in various Angiosperms enable a better understanding of their morphology. Problems here dealt with first relate to foliar morphology (marginal and laminal ascidia on leaves, foliar dichotomy). Then floral phyllotaxis is directly compared to vegetative one by means of phyllodic flowers. Finally the bulk of the paper is concerned with morphology of floral phyllomes : nectaries of *Ranunculus*, marginal and laminal ascidia on *Clarkia* petals and their transformation into stamens, secondarily polymerous androecia in *Philadelphus* as illuminated by the latter phenomenon, involution and revolution of petal margins in *Cucurbita* and *Datura* as related to carpel morphology and illuminating the meaning of ' catacorollar ' blades of double flowers in *Datura*, meaning of *Narcissus* corona, stamen diplophylly in *Tropaeolum* and *Ranunculus*. The closeness of morphologic abilities of vegetative and floral phyllomes is once more emphasized. The paper may be viewed as affording illustrative material to a recent book by one of us (Guédès, 1979).

Les données tératologiques ont jadis joué, et devraient continuer de jouer, un rôle essentiel dans les études de morphologie végétale. Nous nous sommes, depuis maintenant une vingtaine d'années, appliqués à en montrer l'importance (Dupuy, 1963 ; Guédès, 1972 *b*, 1975, 1979). Il serait certainement absurde de la part d'une morphologie qui se veut de plus en plus expérimentale de renoncer à l'exploitation de l'immense ensemble des

* P. Dupuy : *Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences, Poitiers.*
M. Guédès : *Laboratoire de Phytomorphologie, École Pratique des Hautes Études* et *Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue de Buffon, Paris.*

faits tératologiques qui sont, selon le mot d'A.-P. de Candolle, les produits d' « expériences que la nature fait au profit de l'observateur », et de renoncer même à l'utilisation des données de la tératologie expérimentale, sous le prétexte oiseux de l'ignorance où nous demeurons des modalités intimes de l'action des agents expérimentaux, qu'ils soient humoraux, écophysiologiques, génétiques ou microbiologiques. Embarrassées par une pareille recherche de l'absolu, la plupart des sciences expérimentales n'auraient jamais vu le jour.

Nous ne reprendrons pas ce plaidoyer plus en détail, et apporterons simplement quelques documents nouveaux, tirés presque tous des observations et expériences du premier d'entre nous. On trouvera dans un précédent mémoire de celui-ci (Dupuy, 1963) les indications concernant de mode d'obtention expérimentale de celles des morphoses décrites ici qui résultent de l'action de l'acide 2.4 dichlorophénoxyacétique (2.4-D). Les données que nous publions pourront servir à illustrer et compléter un récent ouvrage du second d'entre nous (Guédès, 1979), qui porte pour l'essentiel la responsabilité des interprétations offertes dans le présent texte, dont les illustrations sont dues à P. Dupuy.

Les documents présentés concernent d'abord deux points de morphologie foliaire, la scyphogenèse mériphylle d'appendices simples ou composés, et la dichotomie ou dissociation foliaire. Les faits correspondants jettent quelque lumière sur l'organisation générale de la feuille et des autres phyllomes. La morphologie florale fait ensuite l'objet de l'essentiel du mémoire. La phyllotaxie de la fleur est d'abord comparée à la phyllotaxie végétative par l'étude d'intermédiaires directs, puis sont étudiés les verticilles floraux périanthaires et sexués. Les cas examinés soulignent les rapports entre phyllomes sexués et végétatifs, la scyphogenèse mériphylle étant notamment étudiée chez les pétales et tépales après l'avoir été chez les feuilles, ainsi que les relations entre pétales et étamines. Des données concernant les pétales de *Clarkia* éclairent la signification des androcées à polymérie secondaire, puisque chaque pétale peut devenir apte à former plusieurs étamines. L'androcée de *Philadelphus* fournit un exemple assez clair de polymérie secondaire.

La diplophyllie de l'étamine se trouve plusieurs fois vérifiée et la constitution diplophylle du tépale des narcisses est précisée. Un mode d'union tératologique des pétales de courge rappelle celui qui est normal chez les carpelles, et permet de comprendre les appendices « catacorollins » des fleurs doubles de *Datura*.

Un sommaire indique ci-dessous les points abordés :

MORPHOLOGIE FOLIAIRE

Scyphogenèse mériphylle chez *Geranium dissectum* L.

Les feuilles normales de *G. dissectum* présentent un pétiole unifacial (fig. 1/1). Les marges de leur limbe confluent en effet ventralement en une zone transverse à l'extrémité supérieure de ce pétiole. Il existe sûrement une seconde zone transverse en bas de celui-ci, où convergent les deux marges de la base foliaire bifaciale, mais comme les stipules n'occupent que les régions latérales de la marge de la base, elles ne se rencontrent pas ventralement au niveau de la zone transverse inférieure qu'elles ne mettent donc pas en évidence par formation d'une stipule médiane, comme cela arrive assez souvent dans les feuilles à pétiole unifacial. La zone transverse inférieure est de plus rendue indistincte à l'état adulte par l'épaississement du pétiole unifacial et de la base bifaciale sous-jacente.

Comme dans beaucoup de feuilles à pétiole unifacial, le traitement par l'acide 2.4 dichlorophénoxyacétique (2.4-D) détermine une prolifération de la zone transverse supérieure du pétiole, de sorte que le limbe, tout en demeurant disséqué, devient nettement pelté (fig. 1/2). Un limbe pelté correspond à un limbe en cornet, ou scyphié, devenu plat par suite d'une intense croissance intercalaire. Si, comme c'est ici le cas, la croissance marginale du primordium devient rapidement limitée à des segments régulièrement espacés le long de la marge, il apparaît autant de segments limbaires ou folioles. Le mode de réalisation des feuilles simples, composées, et peltées ou non, à partir des files cellulaires issues du flanc de l'apex de la tige a été décrit par Guédès (1979) grâce aux travaux de Bugnon et Dulieu.

Toujours sous l'effet du 2.4-D, les segments palmés du limbe de ce *Geranium* peuvent à leur tour rapprocher leurs marges et les unir en un pétiolule unifacial, limité en haut et en bas par des zones transverses où confluent les marges. Le limbe foliaire distal, demeuré d'abord plan, prend la forme d'un petit cornet si sa zone transverse supérieure prolifère (fig. 1/2, 4-6). Il y a alors formation d'une scyphie mériphylle, c'est-à-dire d'un cornet « foliolaire » porté par le limbe. Deux segments de limbe peuvent être affectés par cette scyphogenèse (fig. 1/5). Des scyphies mériphylles sont représentées plus en détail par les figures 1/8-10. La surface interne du cornet qu'elles constituent est la surface morphologiquement ventrale du phyllome. L'ontogenèse de ces formations n'a pas été étudiée, mais l'unifacialité de leur pétiolule, comme celle du pétiole des feuilles, est sûrement congénitale. Ces pétioles et pétiolules sont unifaciaux dès leur apparition, ce qui va de pair avec la formation et l'éventuelle prolifération des zones transverses ventrales à leurs extrémités inférieure et supérieure. Dire que le pétiole ou le pétiolule de feuilles ou folioles est congénitalement unifacial revient simplement à remarquer que des zones transverses de leurs marges apparaissent en bas et en haut de ces organes. Si elles apparaissent, il faut bien qu'une différenciation encore non précisée se soit produite avant leur réalisation pour commander celle-ci. Prétendre avec Hagemann (1970) que les pétioles unifaciaux sont d'abord bifaciaux avant de posséder leur zone transverse est laisser dans l'ombre le caractère essentiel qu'ils possèdent pourtant *déjà* lors de leur stade apparemment unifacial :

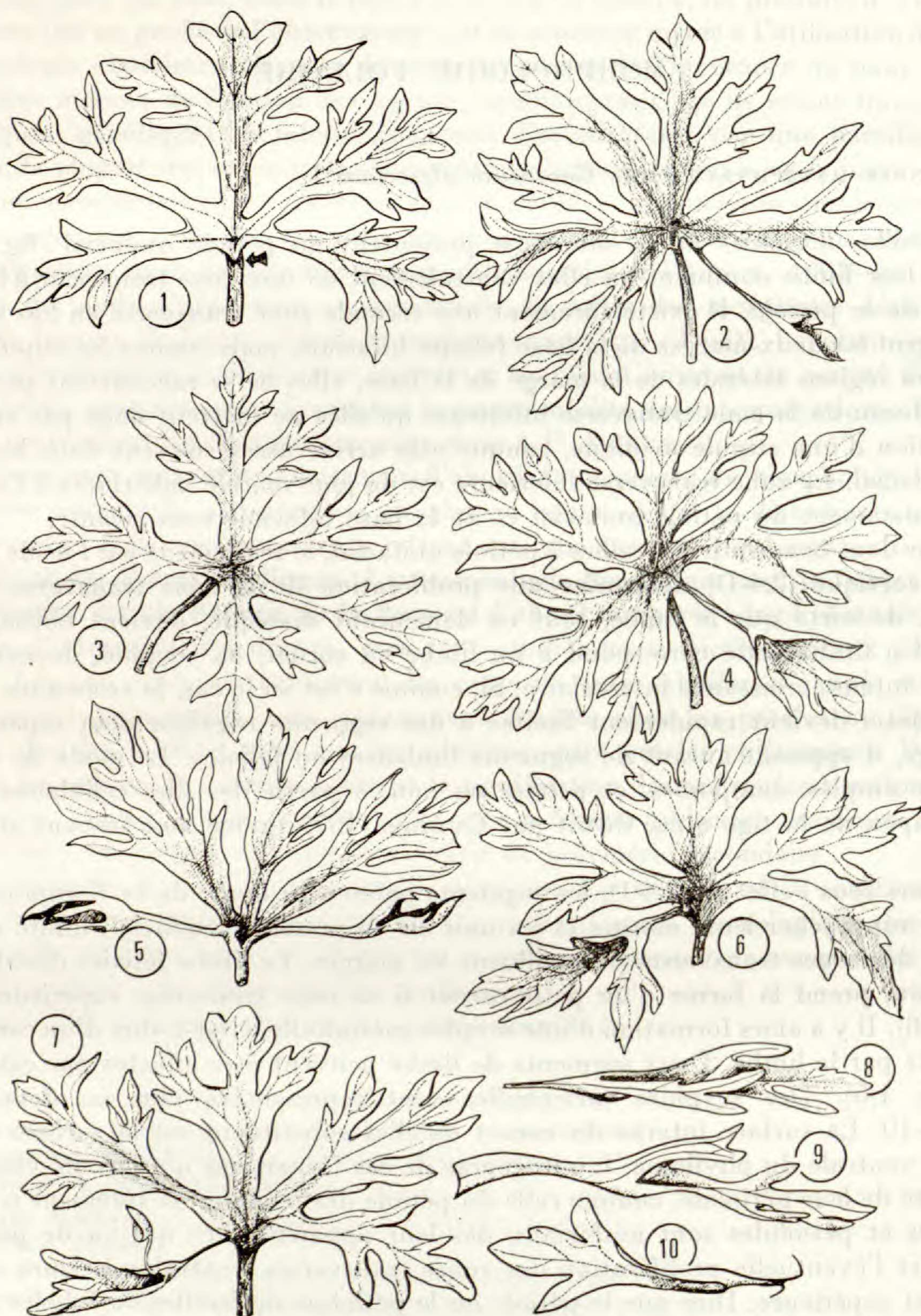


FIG. 1. — *Geranium dissectum* : 1, Feuille normale, limbe et partie supérieure du pétiole, vue ventrale (la flèche indique la zone transverse). 2, Scyphie mériphylle formée à partir d'un segment limbaire. 3, Limbe pelté. 4, Scyphie mériphylle formée à partir d'un segment d'un limbe pelté. 5, Deux scyphies mériphylles. 6, La zone transverse supérieure du pétiolule d'une scyphie mériphylle a proliféré en un segment limbaire ventral, de sorte que la scyphie est devenue diplophylle. 7, La zone transverse d'une autre scyphie a donné elle-même une petite scyphie mériphylle de second ordre. 8-10, Détails de scyphies mériphylles de premier ordre, représentant des segments de limbe.

l'aptitude justement à réaliser des zones transverses de leurs marges, que ne possèdent point les autres pétioles, réellement bifaciaux. Cette aptitude doit bien reposer sur quelque particularité matérielle qu'on ne saurait nier en principe parce qu'elle n'a pas encore été découverte, pour n'avoir pas été recherchée.

Comme les folioles scyphiées de *Geranium dissectum* sont elles-mêmes disséquées, il arrive que leurs segments ou foliolules deviennent à leur tour des scyphies. Dans le cas de la figure 1/7, c'est un segment porté par la zone transverse du pétiolule d'une scyphie mériphylle qui s'est modifié en scyphie de second ordre. Il se pourrait qu'il soit exactement porté par le point d'union des marges droite et gauche de la scyphie mère : il appartiendrait alors à ces deux marges à la fois, étant une foliolule transverse, bivalente, et scyphiée. De la même manière, on le sait, le point d'union des marges foliaires gauche et droite au niveau des zones transverses supérieures des pétioles unifaciaux prolifère fréquemment en une foliole transverse de nature mixte (Troll, 1939 ; Guédès, 1979). La dualité de celle-ci est souvent mise en évidence par l'existence de deux pointes à son sommet, ou par sa division plus ou moins totale.

Scyphogenèse mériphylle chez *Pelargonium* × *hortorum* L. H. Bailey

Ce phénomène, constaté à la suite de traitements par le 2.4-D a déjà été décrit par l'un de nous (Gavaudan et Dupuy, 1962), mais son interprétation doit être précisée à la lumière d'observation nouvelles.

Les feuilles de *Pelargonium*, comme celles de *Geranium*, ont un pétiole unifacial et une zone transverse existe par conséquent au niveau de passage de ce pétiole au limbe. Elle est fort nette sur les figures 2/1-3. Dans les feuilles normales, elle est plus ou moins horizontale et souvent on observe qu'à son niveau les marges du limbe semblent s'enrouler vers l'intérieur de l'ébauche de cornet qu'elles ont réalisée par leur union en zone transverse. La fermeture du cornet ébauché tend alors à se faire selon deux zones submarginales et dorsales.

Sous l'effet du 2.4-D, cette zone transverse prolifère fréquemment selon deux zones situées symétriquement de part et d'autre du point ventral d'union des marges. Il en résulte deux lames limbaires qui peuvent montrer un pétiolule plan (fig. 2/3 à gauche). Parfois aussi, ce pétiolule devient unifacial (fig. 2/1). A la différence toutefois de celui des scyphies mériphylles de *Geranium*, il présente alors des zones transverses du côté dorsal, c'est-à-dire qu'au lieu d'être enroulé vers le côté ventral de la feuille porteuse, il l'est vers le côté dorsal. Il est donc « hypounifacial » (fig. 2/3a ; Guédès, 1979). Comme la zone transverse supérieure des deux pétiolules a proliféré dans la pièce représentée par la figure 2/1, il s'est formé de petites scyphies mériphylles. Ces scyphies présentent leur face morphologiquement ventrale à l'extérieur et, en coupe transversale, on note que leurs faisceaux dirigent effectivement leur bois vers l'extérieur : elles sont hypoascidiées, comme il convient à des pièces dont le pétiolule est hypounifacial. Très souvent leurs pétiolules sont unis à une nervure latérale du limbe de la feuille qui les a formés, de sorte qu'ils semblent émaner de la surface de ce limbe (fig. 2/2-6). L'existence d'une crête joignant leur point d'insertion apparent à la zone transverse de la feuille porteuse permet généralement de déceler leur véritable insertion marginale (fig. 2/2, 3 à droite). Dans le cas de la figure 2/4-6, la scyphie adnée au limbe ne s'en sépare qu'au-dessus du niveau de sa propre zone transverse, c'est-à-dire alors que son limbe n'est plus en cornet (fig. 2/6).

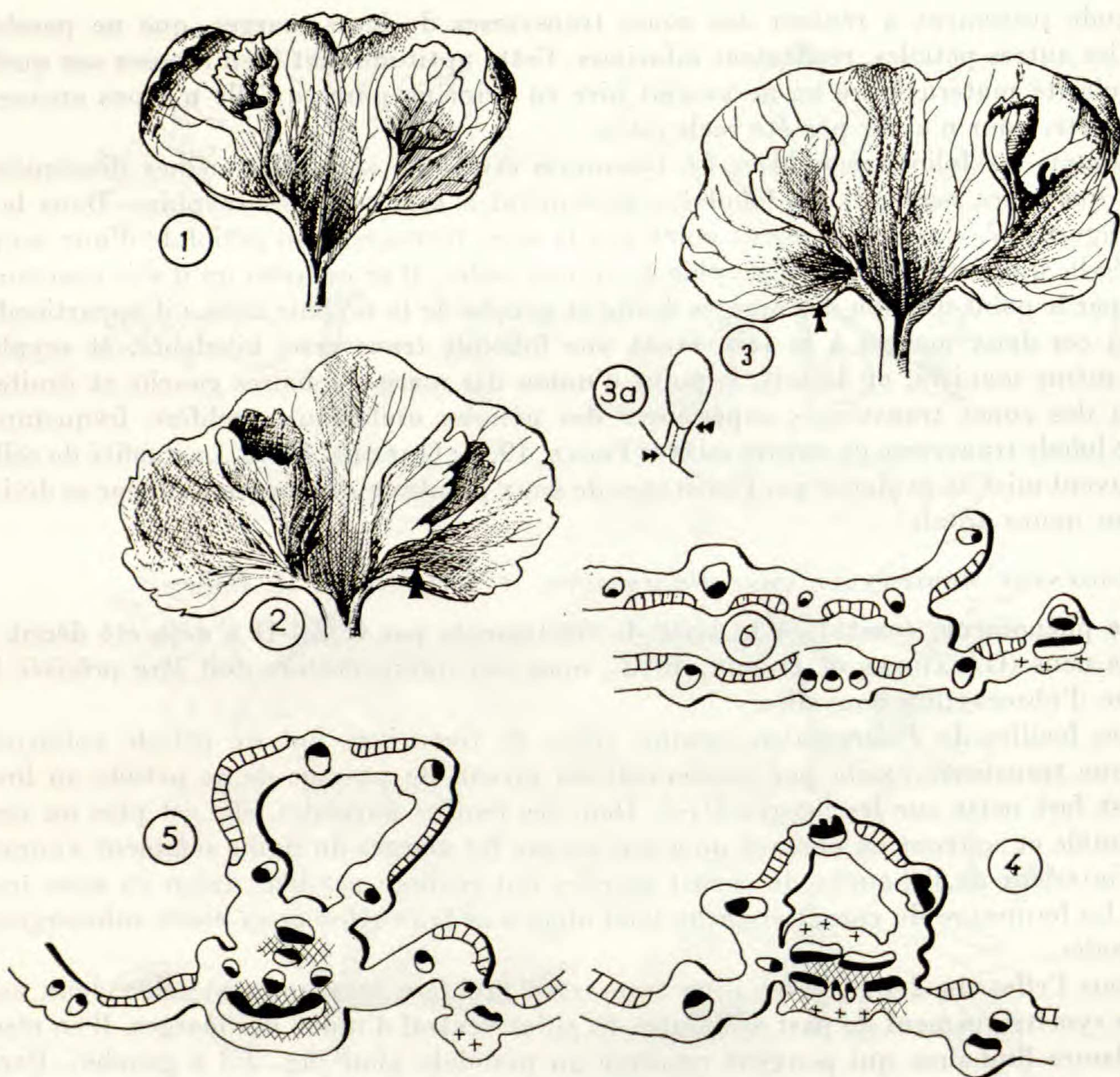


Fig. 2. — *Pelargonium* × *hortorum* : 1-3, Formation de segments, généralement reployés en scyphies mériphylles, par les marges inférieures du limbe, indiquées par des flèches en 2 et 3 ; vues ventrales. (Voir texte.) 3a, Interprétation de telles scyphies, vue ventrale (les flèches indiquent les marges, confluant en deux zones transverses qui délimitent le pétiolule unifacial). 4-6, Coupes transversales de scyphies mériphylles adnées au limbe, en 6 l'adnation a encore lieu à la partie supérieure, au-dessus de la région en cornet.

Scyphogenèse méripnylle chez *Gleditsia triacanthos* L.

Les feuilles de *Gleditsia* sont généralement pennées sur les rameaux courts et bipennées sur les rameaux longs. De nombreux intermédiaires existent entre les deux dispositions et ils ont été maintes fois signalés. Ils confirment l'identité entre une foliole simple et une foliole disséquée en foliolules, cette dernière correspondant simplement à la première lorsque son limbe ne se développe pas en des zones régulièrement espacées, qui séparent les foliolules résultantes. Les figures 3/8-9 représentent de tels intermédiaires. Les foliolules peuvent elles-mêmes se diviser en foliolules de second ordre : c'est ce qui se produit dans la figure 3/4,

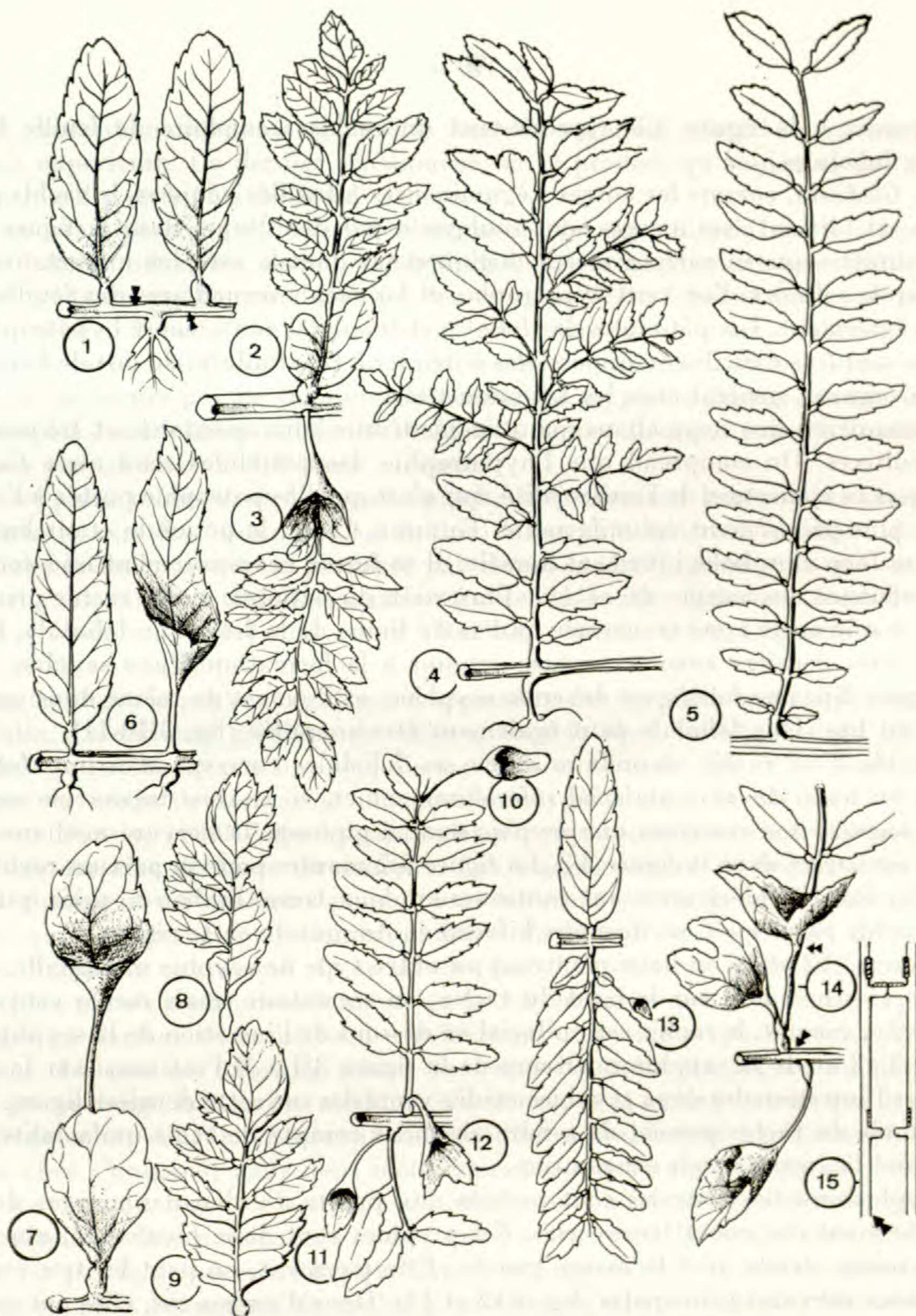


Fig. 3. — *Gleditsia triacanthos* : 1, Folioles normales (les flèches indiquent les marges du rachis). 2, Union (non-individualisation) des foliolules inférieures d'un rachis secondaire de feuille bipennée. 3, Scyphiation de cette zone inférieure continue. 4, Divisions de foliolules de rachis secondaires en foliolules de 3e ordre portées par des rachis tertiaires. 5, Rachis secondaire normal et ses foliolules. 6, Scyphie formée par une foliole. 7, Scyphie portée au dos d'une foliole (voir texte). 8-9, Transformation de folioles en rachis secondaires porteurs de foliolules. 10, Foliolule supérieure scyphiée. 11, Foliolule inférieure scyphiée. 12, Foliolule scyphiée médio-ventrale correspondant à l'union de deux folioles latérales. 13, Foliolule inférieure porteuse d'une scyphie mériphylle dorsale. 14, En haut, rachis secondaire porteur de deux foliolules médio-ventrales scyphiées superposées, dont la dualité est soulignée par les deux pointes ; le rachis secondaire est unifacial entre les deux insertions foliolulaires (flèches). En bas, foliole scyphiée. 15, Cours des marges d'un rachis bifacial porteur de folioles latérales (en bas) lorsque ces marges tendent à s'unir médio-ventralement, et porteur en plus d'une foliole bivalente médio-ventrale (en haut). Les insertions foliolaires sont hachurées, les marges soulignées d'une flèche noire. (Voir texte.)

qu'on comparera à la figure 3/5, représentant un rachis secondaire de feuille bipennée muni de ses foliolules.

Chez le *Gleditsia*, comme les autres Légumineuses à feuilles pennées, le rachis primaire de la feuille est bifacial ; ses marges sont soulignées par des flèches dans la figure 3/1. On remarque toutefois que sa surface morphologiquement dorsale est plus importante que sa surface ventrale : il est si l'on veut hypotrophe, et les rachis secondaires des feuilles bipennées le sont également. Les pétiolules des folioles et foliolules sont encore hypotrophes mais leurs marges sont très difficiles ou impossibles à déceler à l'état adulte du fait de l'arrondissement de ces organes, général chez les Légumineuses.

Les phénomènes que nous allons maintenant décrire sont spontanés et fréquents chez les arbres cultivés. On comprend que l'hypotrophie des pétiolules rend aisée l'union de leurs marges et la réalisation de l'unifacialité, qui n'est que l'hypotrophie portée à l'extrême. Il y a alors plus précisément épiunifacialité (Guédès, 1979), le pétiolule étant limité tout autour par sa face morphologiquement dorsale. Il se forme nécessairement une zone transverse de confluence des marges du côté de l'insertion du pétiolule sur le rachis primaire ou secondaire, et une autre zone transverse en bas du limbe de la foliole ou foliolule. La prolifération de cette dernière zone transverse conduit à la formation d'une scyphie. Dans le cas de la figure 3/6, une foliole est devenue scyphiée, et il en est de même dans celui de la figure 3/14 en bas. Une foliolule peut également être scyphiée (fig. 3/10-11).

L'ensemble d'un rachis secondaire et de ses foliolules correspond à une foliole. Ce rachis peut lui aussi devenir unifacial inférieurement et, si sa zone transverse supérieure prolifère, il forme à son insertion une scyphie dont il prolonge la nervure médiane dorsale. C'est ce qui est arrivé dans la figure 3/3. La figure 3/2 montre pour sa part un rachis secondaire dont les folioles inférieures sont continues en deux lames limbaires, mais qui n'a pas formé de scyphie parce qu'il est demeuré bifacial en dessous de cette région.

Les figures 3/12 et 14 en haut montrent un autre type de scyphie mériphylle. Il s'agit de pièces portées non plus sur le bord du rachis, ici secondaire, mais médio-ventralement sur lui. Corrélativement, le rachis est unifacial en dessous de l'insertion de la scyphie unique de la figure 3/12 et de la scyphie inférieure de la figure 3/14. Il l'est aussi sur le segment compris entre l'insertion des deux scyphies médio-ventrales sur cette dernière figure. L'hypotrophie normale du rachis permet de rendre aisément compte de cette unifacialité limitée, qui correspond là encore à son exagération.

Les scyphies médio-ventrales sont portées aux points d'union des marges des rachis là où elles forment des zones transverses. Ces scyphies sont donc bivalentes, appartenant autant à la marge droite qu'à la marge gauche. Effectivement, on peut les trouver à deux pointes et deux nervures principales (fig. 3/12 et 14). Dans d'autres cas, elles ont une forme normale, comme sont normales les folioles transverses portées au point d'union des deux marges de diverses feuilles à pétiole unifacial (Troll, 1939). Lorsque, comme dans la figure 3/14, existent au moins deux scyphies médio-ventrales consécutives, le rachis est unifacial entre elles. Après s'être séparées au niveau d'une zone transverse, les marges se rapprochent immédiatement, et c'est la figure arrondie qu'elles réalisent ainsi qui délimite la zone de prolifération du pétiolule épiunifacial de la scyphie inférieure. Les marges sont donc de nouveau unies le long du segment sus-jacent du rachis, qui est encore unifacial. Elles se séparent à nouveau selon une seconde figure circulaire pour délimiter la zone de prolifération du pétiolule de la seconde scyphie, puis, ayant fermé le cercle, elles se séparent

encore et courent maintenant séparées le long du segment bifacial du rachis qui domine la scyphie supérieure. Ce dernier phénomène ne se produit qu'au-dessus de la scyphie la plus apicale s'il y en a plus de deux.

On pourrait penser que le nœud d'un rachis devenu unifacial est à même de porter ses deux folioles bifaciales ordinaires, latérales, et éventuellement une foliole transverse bivalente médiane sur le point d'union des marges. Cette foliole transverse pourrait être ou non scyphiée. Nous n'avons pas trouvé cette disposition à trois folioles ou foliolules par nœud de rachis chez *Gleditsia*. Lorsque le nœud du rachis unifacial forme une foliolule médiane, il ne forme pas de foliolules latérales. La scyphie médiane semble donc formée par l'union des deux folioles ou foliolules latérales, rapprochées par suite de l'unifacialisation, et non pas par un élément foliolaire surajouté.

Les scyphies médio-ventrales sont épipeltées, présentant leur surface morphologiquement ventrale vers leur intérieur. La notion de scyphie ventrale résultant de l'union de deux folioles latérales avait été proposée par Rodigas (1866), mais sans que soit alors noté le rapport existant avec l'unifacialisation locale du rachis. Rodigas étudiait la scyphogenèse des feuilles de *Caragana sinica* (Buc'hoz) Rehd., autre Légumineuse (voir aussi Guédès et Dupuy, 1980).

Dans le *Gleditsia* peuvent également apparaître des scyphies mériphylles sur les folioles et foliolules. La nervure médiane de celles-ci semble alors se détacher du limbe du côté dorsal pour se prolonger par une scyphie à peltation normale (fig. 3/7). Nous avons étudié récemment le mode de formation de pareilles scyphies dans le cas du *Caragana sinica* (Guédès et Dupuy, 1980). Elles apparaissent par rapprochement ventral des marges foliolaires à une certaine distance du sommet. Les marges cessent de former deux lames limbaires et s'unissent au contraire pour donner naissance à un pétiolule intermédiaire unifacial, ce qui entraîne la peltation-scyphiation de la portion supérieure de la feuille, où les lames limbaires continuent de se développer. Le pétiolule unifacial intermédiaire de cette scyphie paraît inséré dorsalement sur la foliole parce que la zone de rapprochement des marges en dessous de ce pétiolule prolifère en une lame mixte continue avec le limbe sous-jacent. La portion foliolaire située au-dessus du point de départ du pétiolule de la scyphie qui prolonge la nervure médiane n'a donc pas la même valeur que le limbe sous-jacent proprement dit. De nombreux intermédiaires établissent parfaitement cette interprétation chez *Caragana*, mais nous n'en avons pas trouvé chez *Gleditsia*.

Nous avons dit que la réalisation de folioles scyphiées médio-ventrales allait de pair avec l'unifacialité des portions de rachis qui les séparent. Il en est ainsi chez *Gleditsia*, mais il n'y a pas là de nécessité logique. Après la formation de la surface circulaire d'insertion d'une scyphie, les marges du rachis pourraient se séparer et courir latéralement sur le segment sus-jacent, puis se rapprocher juste sous le nœud suivant et, par une brève séparation suivie d'un rapprochement, délimiter la surface circulaire d'insertion de la scyphie suivante. Après quoi, elles se sépareraient encore pour former les bords du segment bifacial de rachis dominant la seconde scyphie. Chez l'Ombellifère *Discopleura capillacea* (Michx.) DC. (Rauh, 1942), il semble bien que les marges du rachis se disposent un peu de cette manière. Chaque nœud du rachis porte alors une foliole médio-ventrale non scyphiée en plus des deux folioles latérales usuelles. La foliole médio-ventrale existe seule du reste, dans un état très réduit, dans les premières feuilles de la plante. Dans ces cas, les marges du rachis se dirigent simplement vers la ligne médio-ventrale et s'y unissent, puis elles se séparent

immédiatement pour se continuer par les marges inférieures des pétiolules des folioles du nœud (fig. 3/15 en haut). Au point de leur séparation, elles produisent une foliole médio-ventrale. Les marges supérieures des pétiolules des folioles latérales se continuent pour leur part avec les marges du segment bifacial sus-jacent du rachis. Chez *Caragana sinica* (Guédès et Dupuy, 1980), les marges montrent un cours comparable, mais elles forment seulement de minuscules stipelles le long de la boucle qu'elles décrivent du côté ventral du rachis.

Il est possible qu'un pareil cours des marges du rachis, avec unifacialisation de celui-ci au niveau des nœuds, soit également présent dans les feuilles normales de *Gleditsia*, où il serait souligné par l'existence de sortes de poils massifs qui, près de l'insertion des folioles ou foliolules, semblent évoquer ce trajet. Ce dernier ne conduit pas toutefois à une unifacialisation totale (fig. 3/15 en bas), et son existence demeure encore fort douteuse.

Les scyphies mériphylles ne sont pas simplement des particularités curieuses de l'architecture foliaire végétative. L'ovule des Angiospermes est essentiellement, selon nous, une telle foliole scyphiée que porte la marge carpellaire. Cette scyphie constitue le tégument unique ou interne. Comme une zone transverse se forme dorsalement sous son sommet et prolifère en une lame, la pointe du limbe de la scyphie, qui est la nucelle, se trouve au fond d'une cupule tégumentaire. Cette dernière est éventuellement enveloppée d'un second tégument, externe, de nature ligulaire, résultant d'une prolifération selon un anneau de la surface du funicule unifacial. Le funicule n'est lui-même que le pétiolule de la scyphie formée par le tégument interne. L'ovule subit de plus des déformations qui le rendent amphi-, ana- ou campylotrope. Cette interprétation a été développée dans d'autres publications (Guédès et Dupuy, 1970 ; Guédès, 1979).

Dichotomie et dissociation foliaire

Un primordium foliaire peut expérimentalement être clivé, et s'il était suffisamment jeune lors de l'intervention, ou même si celle-ci est intervenue dans la région apicale où son apparition est simplement prévisible, ses deux moitiés subissent une régulation, de sorte que se forment deux primordiums entiers, ou bien un primordium bifide si seule la partie supérieure du primordium originel avait été fendue (Neville, 1968 ; Sachs, 1969 ; Amer *et al.*, 1977).

Spontanément, ce phénomène est depuis très longtemps connu. Il affecte aussi les folioles. Chez les Légumineuses, il n'est pas rare qu'une foliole soit remplacée par une paire de folioles issues d'un tel dédoublement d'un primordium foliolaire. Le 2.4-D permet d'induire cette dichotomie ou division des feuilles. La figure 4 montre quelques exemples de phyllomes ainsi obtenus. Chez *Althaea rosea* (L.) Cav. (fig. 4/6-7), la dichotomie affecte dans le cas présenté le limbe seul, les deux limbes résultants sont séparés et leur portion antérieure régénérée est de moindre surface que leur portion latérale normale (fig. 4/6). Dans le cas du Lierre (*Hedera helix* L.) des figures 4/3-4, il y a aussi dichotomie affectant le limbe entier, mais les deux limbes résultants sont très dissymétriques, parce que leur portion régénérée est fort exiguë et qu'ils sont soudés dans leurs moitiés inférieures au niveau du dos de leurs nervures médianes. Cette soudure est sûrement congénitale, c'est-à-dire qu'ils n'ont jamais été libres à ce niveau. La dichotomie se manifeste alors par une réorganisation de la nervure de la feuille mère la rendant bivalente et apte à produire les deux demi-limbes ventraux néoformés. Chez le *Nicotiana glauca* R. C. Grah. de la figure 4/1-2, le même processus n'a affecté que la moitié supérieure du limbe, qui se trouve faite de deux portions

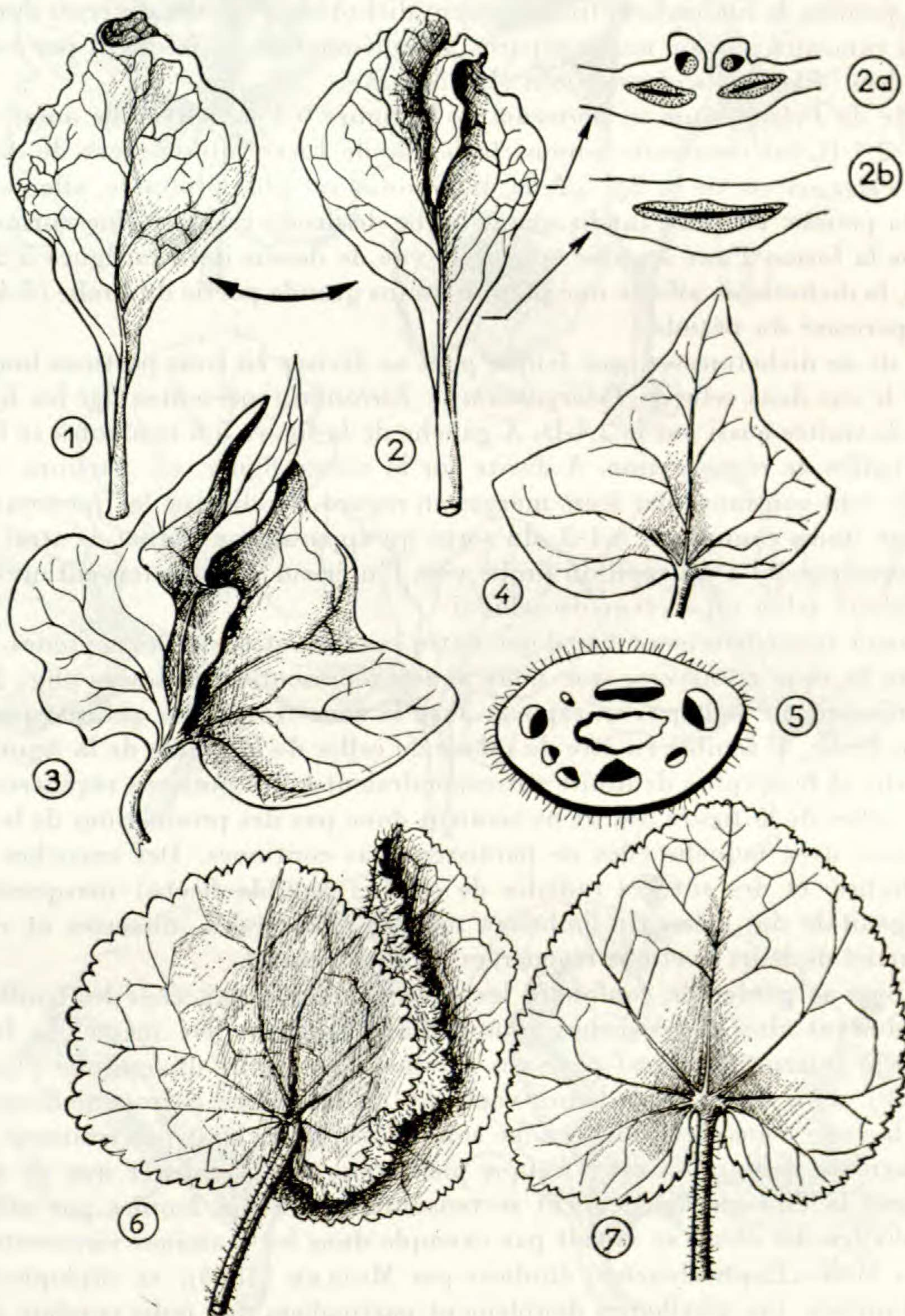


FIG. 4. — 1-2b : *Nicotiana glauca*, dichotomie limbaire supérieure, 1, vue de dos, 2, vue ventrale, 2a-b, coupes. 3-4 : *Hedera helix*. 3, Dichotomie limbaire. 4, Limbe normal. (Vues ventrales.) 5-7 : *Althaea rosea*. 5, Coupe du pétiole. 6, Dichotomie limbaire. 7, Limbe normal. (6-7 en vues ventrales.)

unies congénitalement par leurs nervures médianes (fig. 4/2a). La portion régénérée du limbe, située comme chez le Lierre du côté ventral de la feuille mère, étant encore plus réduite. Des pointes de limbes sont fréquemment dichotomisées chez diverses autres plantes, et leurs deux rameaux plus ou moins séparés. Le phénomène est fréquent par exemple chez les Scolopendres [*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm.].

La feuille de *Pelargonium* × *hortorum* de la figure 5/1, récoltée elle aussi sur un pied traité par le 2.4-D, est construite comme la feuille de Lierre qu'on vient de décrire. Dans la feuille de *Pelargonium* de la fig. 5/2, la dichotomie est plus profonde, affectant la moitié supérieure du pétiole. De plus, tandis que le limbe de droite est de forme normale, celui de gauche a pris la forme d'une scyphie épipeltée, vue de dessus dans la figure 5/2a. Dans les figures 5/3-5, la dichotomie affecte une plus ou moins grande partie du limbe (3-4) ou atteint la région supérieure du pétiole.

Au lieu de se dichotomiser, une feuille peut se diviser en trois portions longitudinales, comme c'est le cas dans celle de *Pelargonium* × *hortorum* représentée par les figures 5/6-7, issues de pieds traités aussi par le 2.4-D. A gauche de la figure 5/6 tendent à se former deux portions limbaires de régénération. A droite sur la même figure, ces portions se sont bien formées, mais sont continues par leurs marges en regard, tandis que les portions originelles du limbe sont unies comme en 4/1-3, de sorte qu'apparaît un cornet ventral qu'on voit nettement correspondre à un repli du limbe vers l'intérieur après intervention d'une croissance intercalaire selon un secteur de celui-ci.

On aperçoit immédiatement l'analogie entre ces formations et les scyphies mériphylles produites par la zone transverse que nous avons représentées ci-dessus (fig. 2), mais les structures présentes ne sont pas en rapport avec la zone transverse qui marque le passage du pétiole au limbe. Il semble en être de même de celles de la feuille de la figure 5/7, où la lame de gauche et la scyphie de droite correspondraient à des portions régénérées de limbe, identiques à celles de la figure 5/6, et ne seraient donc pas des productions de la zone transverse pétiolaire, avec laquelle elles ne paraissent pas continues. Des encoches marginales du limbe (flèches) et des sutures radiales de celui-ci (double flèche) marquent les zones d'union congénitale des éléments limbaires médian et latéraux, dissociés et réunis après isolement partiel de leurs portions régénérées du côté ventral.

Il faut bien se garder de confondre les deux processus qui, chez les feuilles de *Pelargonium*, conduisent ainsi à des dispositions d'allure similaire. De même, la feuille de la figure 5/1, déjà interprétée, n'est pas sans évoquer une feuille diplophylle (Troll, 1939 ; Guédès, 1979), mais ici les deux lames ventrales de son limbe ne sont nullement des productions de la zone transverse qui termine son pétiole, et ne sont pas continues avec elles.

Cette dernière distinction est d'autant plus importante à opérer que de telles dichotomies mimant la diplophyllie peuvent se rencontrer chez des feuilles par ailleurs réellement diplophylles. La chose se voyait par exemple dans les étamines virescentes de *Jatropha pohliana* Mull. (Euphorbiacées) étudiées par Muller (1864), et diplophylles comme toutes les étamines. Ces phyllomes doublement particuliers ont jadis conduit à une interprétation erronée de la diplophyllie, qu'on avait envisagée comme une conséquence de la dichotomie.

Si la dissociation d'un limbe foliaire ne s'accompagne pas de la réunion des régions nervuraires des éléments dissociés, elle conduit simplement à la formation d'une feuille composée, palmée ou pennée selon les cas. Si, d'autre part, les portions intercalaires régé-

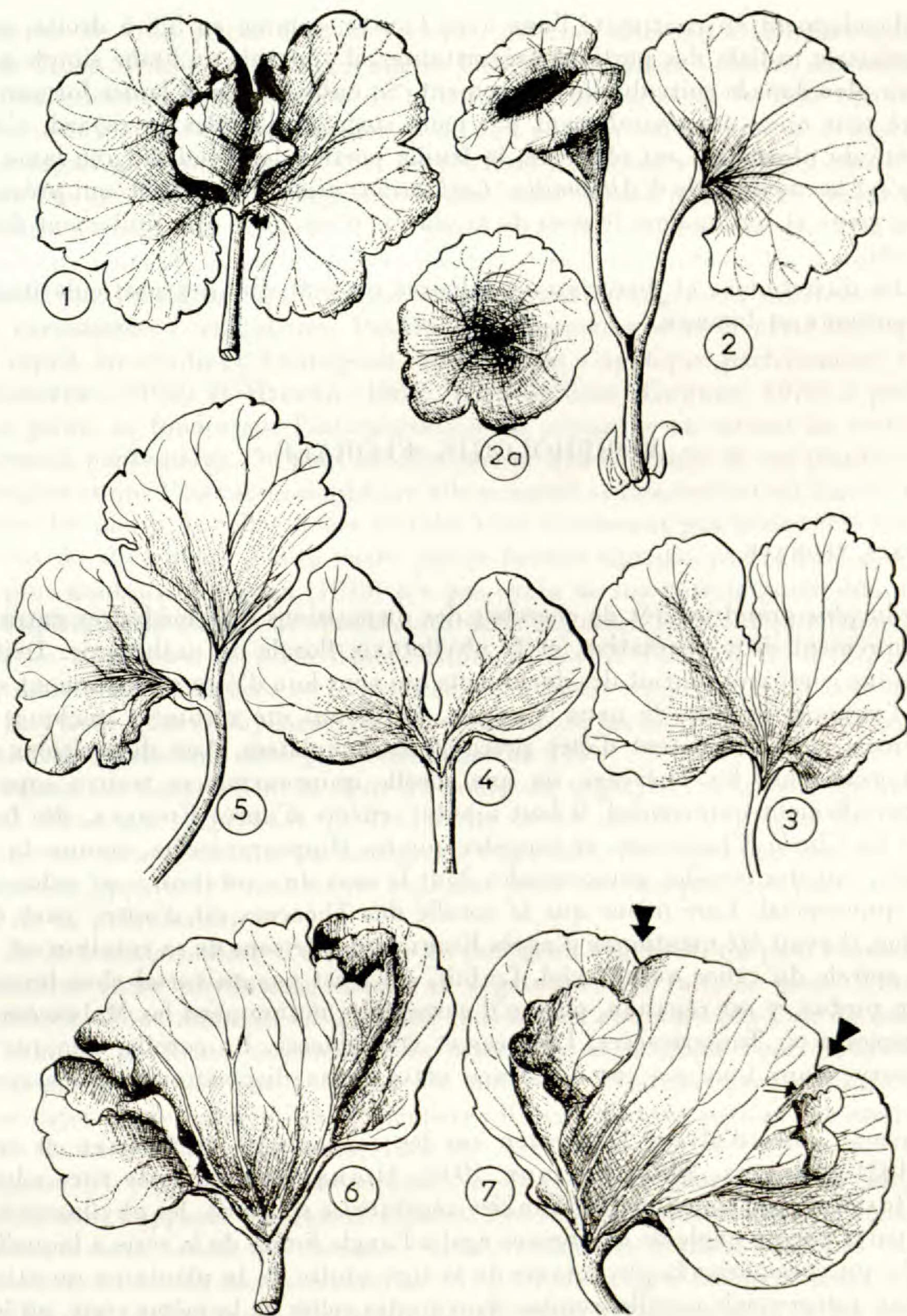


Fig. 5. — *Pelargonium* × *hortorum* : 1, Dichotomie limbaire, vue ventrale. 2, Dichotomie foliaire profonde, la moitié droite de la feuille forme une ascidie, vue de dessus en 2a. 3-5, Dichotomie limbaire plus ou moins marquée. A la différence du cas figuré en 1, les portions médianes régénérées des moitiés gauche et droite ne sont pas incurvées ventralement mais étalées dans le plan du limbe. 6-7, Trichotomie (dissociation) limbaire avec formation possible de scyphies ventrales (voir texte). Les flèches en 7 indiquent les zones de sutures des éléments du limbe après pincement des scyphies vers l'intérieur. Toutes les figures, sauf 2a, en vue ventrale.

nérées se développent en continuité l'une avec l'autre, comme en 5/6 à droite, mais sans union congénitale radiale des portions préexistantes, il apparaît un limbe simple plissé, qui peut devenir plan dans la suite du développement. Si, enfin, les deux lames formant chaque pli régénéré sont unies congénitalement par leurs surfaces dorsales en regard, c'est-à-dire que la cavité du plissement est oblitérée, la feuille porte à leur endroit une lame ventrale massive : c'est le cas de celle d'*Alchemilla* (*Lachemilla*) *diplophylla* Diels, qui présente deux lames de ce genre et qui, malgré le nom de la plante, n'est, on le sait, nullement diplophylle (Troll, 1939).

Ainsi les dichotomies et dissociations foliaires ne sont que des particularités de phénomènes normaux et banaux.

MORPHOLOGIE FLORALE

Phyllotaxie florale

Il est du plus grand intérêt de chercher des dispositions intermédiaires entre la phyllotaxie proprement dite, végétative, et la phyllotaxie florale ou anthotaxie. Déjà l'étude morphologique comparée fournit des documents qui sont loin d'être suffisamment exploités.

Dans l'ouvrage de l'un de nous (Guédès, 1979) ont été résumées quelques données normales, mais elles nécessitent d'être précisées et complétées. Aux dispositions signalées d'après Eichler chez les Théacées, où une corolle quinconciale se trouve superposée à un calice pareillement quinconcial, il faut ajouter, encore d'après Eichler, des faits identiques chez les *Clusia* (Clusiacées), et rappeler que les Hippocratéacées, comme la majorité des Théacées, ont des corolles quinconciales dont le sens de « rotation » est celui du calice également quinconcial. Lors même que la corolle des Théacées est d'autre part à préfloraison tordue, il avait été mentionné d'après Eichler que le sens de sa rotation est toujours celui de la spirale du calice quinconcial. Ce fait, s'il n'est pas universel chez les corolles à préfloraison tordue, y est répandu, puisqu'il caractérise notamment les Malvacées, Ochnacées, Clusiacées p.p., Tamaricacées, Linacées et Oxalidacées. La corolle, quoique métatopique, conserve dans tous ces cas une trace nette de sa disposition spiralée sans doute primitive.

Il convient aussi d'attirer l'attention sur les conceptions de Hirmer et ses élèves (Hirmer, 1931 ; Shoffel, 1932 ; Breindl, 1934). Hirmer avait à juste titre admis après les frères Bravais que, dans les phyllotaxies végétatives spiralées, les phyllomes successifs naissent séparés par un angle de divergence égal à l'angle limite de la série à laquelle appartient l'angle qui caractérise la phyllotaxie de la tige adulte de la plante en question. Dans la disposition quinconciale usuelle, comme dans toutes celles de la même série, où les angles de divergence valent sur la tige adulte 2/5, 3/8, 8/13, etc. de circonférence, l'angle de divergence réel, lors de l'initiation des phyllomes, serait donc 137°30′ environ, valeur qui semble bien avoir été réellement mesurée dans beaucoup de cas.

Au niveau de la fleur aussi, Hirmer pensait que les phyllomes étaient séparés dans le bouton par le même angle limite. Dix phyllomes successifs ainsi placés constituaient pour

lui deux séries de cinq pièces dont la seconde, interne, alternait d'abord irrégulièrement, quoique de façon définie, avec la première. Des modifications tardives amenaient l'alternance généralement presque parfaite de la corolle et du calice de la fleur épanouie. HIRMER et SHOFFEL pensaient dans beaucoup de cas pouvoir suivre une seule spirale florale du premier sépale au dernier carpelle, et les phyllomes successifs de celle-ci étaient toujours séparés par l'angle limite de divergence. A dire vrai, comme le signalait SCHOUTE (1935), leurs données ne sont pas toujours bien probantes, et l'application que HIEPKO (1965) a fait ensuite de leurs principes n'emporte pas toujours la conviction : les divergences qu'on peut mesurer sur les figures qu'il donne sont souvent étrangement différentes de l'angle limite, et curieusement irrégulières. Pourtant, il importera d'avoir cette conception présente à l'esprit en étudiant l'ontogénie florale. Elle s'applique parfaitement à *Paeonia* d'après SCHOFFEL (1932) et HIEPKO (1964). L'un de nous (GUÉDÈS, 1979) a préféré, concernant ce genre, se fonder sur l'interprétation du périanthe en termes de verticilles fondamentalement pentamères. On peut en effet penser que la corolle de ces plantes est pentamère à l'origine et que l'état semi-double qu'elle présente ordinairement est dérivé. Les angles limites entre les pièces de telles fleurs doubles n'en demeurent pas moins très intéressants. D'autres cas de divergence limite entre pièces florales signalés par SCHOFFEL et HIEPKO semblent plus douteux. SATTLER (1973) n'a pas exclu de son côté la possibilité d'un développement spiral de la corolle de *Ranunculus acris* L., entre les pétales de laquelle, comme entre tous les phyllomes de cette fleur, SCHOFFEL voyait un angle de divergence limite. Le calice, mais aussi l'androcée et le gynécée, et, à basse température, la corolle de *Silene coeli-rosa* (L.) Godr. (Caryophyllacées) se développent de façon spiralée (LYNDON, 1978*a-b*), mais, semble-t-il, avec leur divergence définitive de 144°.

Ces indications rapprochent la fleur du bourgeon végétatif. Si la fleur est un bourgeon sexué, il ne serait pas surprenant qu'elle montre ou ait montré à l'origine des divergences limites entre ses pièces, comme les bourgeons végétatifs. Des modifications de divergence seraient ensuite apparues, l'anthotaxie évoluant pour son compte, liée plus ou moins aux exigences de la pollinisation.

Lors de la transformation d'une fleur en bourgeon végétatif, on peut étudier une série d'intermédiaires entre phyllotaxie florale et végétative. En fait, ce genre d'étude a été très peu abordé. Nous donnons ici quelques indications obtenues par l'un de nous (M. G.) lors de l'examen de fleurs virescentes de *Merremia angustifolia* Hall. (Convolvulacées) qui lui avaient été confiées par J. MIÈGE. Ce matériel n'avait pas paru suffisant pour faire l'objet à ce sujet d'une publication particulière ; il avait surtout permis une étude détaillée du gynécée de cette plante (GUÉDÈS, 1968 *b*).

La figure 6/1 représente la développée de l'axe d'une fleur normale, dans laquelle les verticilles sont supposés largement séparés. Les sépales quinconciaux ne sont pas insérés au même niveau, tandis que le sont respectivement les pétales, étamines et carpelles. Les étamines sont dans la fleur secondairement quoique congénitalement unies à la corolle. Les verticilles du périanthe et de l'androcée alternent régulièrement, et les pétales sont unis en entonnoir. Tous les phyllomes sont supposés libres dans la figure. Les feuilles, préfeuilles et sépales ont leurs marges prolongées sur le pédoncule par des crêtes unies deux à deux entre pièces adjacentes. Le pédoncule présente donc cinq crêtes longitudinales. Celles de l'avant-dernier sépale se superposent à celles de la préfeuille inférieure, ici marquée I, celles du dernier sépale, le plus interne, se superposent à peu près à celles de la seconde

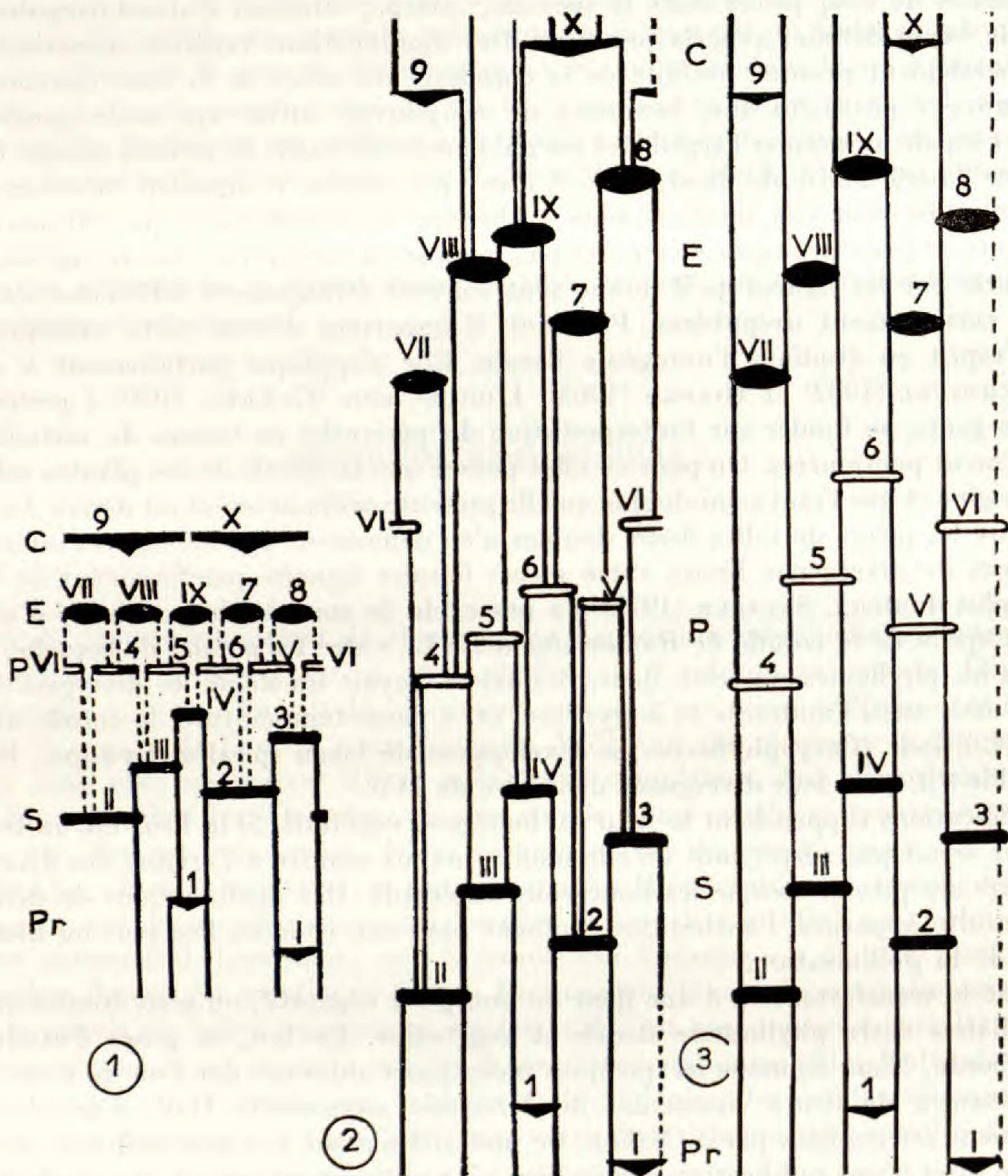


FIG. 6. — *Merremia angustifolia* : 1, Développée d'une fleur normale, à verticilles supposés longuement séparés. 2, Développée d'une fleur phyllodique, partiellement transformée en pousse végétative. 3, Développée d'une fleur phyllodique dont la phyllotaxie est celle d'une pousse végétative.
L'ensemble des phyllomes est noté, selon deux parastiques de contact, *1* à *9* et *I* à *X*. *1* et *I* préfeuilles, *2-3* et *II-IV* sépales, *4-6* et *V-VI* pétales, *7-8* et *VII-IX* étamines, *9* et *X* carpelles. *C* carpelles, *É* étamines, *P* pétales, *Pr* préfeuilles, *S* sépales.

préfeuille (1). Le mode de numérotation des pièces préfoliaires et florales sera expliqué dans un instant.

Dans une fleur fortement virescente fut observée la phyllotaxie que montre la développée de la figure 6/2. Les sépales sont alors foliarisés et insérés à des niveaux bien plus distincts les uns des autres qu'à l'état normal, mais leur position relative demeure la même.

Les crêtes correspondant au sépale supérieur se superposent exactement à celles de la seconde préfeuille (1).

Les pétales sont séparés et foliacés. Ils ne sont pas insérés au même niveau et leur ordre de succession le long de l'axe floral allongé n'est pas exactement celui d'une phyllotaxie spiralée. Deux pétales notés V et 6 sont encore assez nettement alternes avec les sépales sous-jacents, mais les autres pétales sont, chacun, presque superposés à un sépale. Il est remarquable que les feuilles pétalaires 6, V et VI aient leurs deux crêtes adjacentes libres le long des entre-nœuds sous-jacents, et que les feuilles pétalaires 4 et 5 aient l'une de leurs crêtes libre. Bien que correspondant à des pétales normalement unis par leurs marges en une corolle gamopétale, les petites feuilles pétalaires adjacentes sont donc séparées au niveau de leurs crêtes, alors que les feuilles végétatives sont unies par leurs crêtes adjacentes.

Les étamines sont transformées en petites feuilles diplophylles qui sont séparées des pétales et insérées à des niveaux distincts. Leur ordre d'insertion est presque quinconcial, mais l'étamine IX est située en dessous de l'étamine 8 alors qu'elle devrait être au-dessus. Certaines crêtes adjacentes des décurrences staminales sont libres, d'autres unies sur les entre-nœuds sous-jacents. L'étamine VII tend à se placer au-dessus du sépale 4, l'étamine VIII au-dessus du sépale 5, tandis que les trois autres étamines alternent à peu près avec les pétales sous-jacents.

Les deux carpelles foliacés ne sont plus insérés au même niveau, et ne sont plus unis. L'un d'eux, comme dans la fleur normale, a son plan médian au-dessus de l'étamine 7, tandis que l'autre est maintenant inséré de façon à ce que son plan médian soit superposé à l'étamine VII. L'axe floral se prolonge au-dessus des carpelles et porte des feuilles.

Les phyllomes floraux ont été notés le long des deux parastiques de contact qui, dans un système quinconcial, courent en sens inverse de celui de la spirale phyllotaxique. Les pièces de l'une sont notées en chiffres romains, celles de l'autre en chiffres arabes. On voit que tend très clairement à s'instaurer une disposition quinconciale de l'ensemble des pièces, celles de la tige végétative.

Elle se trouve réalisée sur la développée de la figure 6/3. Les diverses pièces de cette fleur très phyllodique forment de petites feuilles encore faciles à distinguer des feuilles végétatives proprement dites. Elles se succèdent maintenant dans l'ordre voulu le long des deux parastiques. Les étamines, pétales et sépales sont parfaitement superposés sur cinq orthostiques et les crêtes adjacentes qui prolongent leurs zones d'insertion sont unies. Les carpelles ont maintenant une insertion aussi étroite que celle des autres phyllomes, et ils sont superposés aux étamines VII et 7, c'est-à-dire aux sépales II et 2.

Si l'on examine sur un diagramme (fig. 7) les modifications angulaires nécessaires pour que soit acquise la disposition végétative, on voit que les pétales ont dû se superposer aux sépales, la pièce 4 occupant la position 4′ etc. ; les étamines sont demeurées en place, de même que le carpelle adaxial X, tandis que le carpelle abaxial 9 venait se superposer à l'étamine VII. Ces modifications angulaires correspondent aux prosenthèses de la théorie phyllotaxique classique, lesquelles ne sont donc pas de pures arguties. Lorsque se forme un calice, sont encore actifs les mécanismes inconnus qui déterminent la position des pièces dans une phyllotaxie quinconciale. Au moment de la formation de la corolle se produit un phénomène non moins inconnu dont l'existence est très certaine pourtant, puisque les pièces ne continuent pas de se placer en ordre quinconcial : les pétales se développent le plus souvent ensemble et, c'est surtout le fait intéressant, alternent avec les sépales. Lorsque l'impul-

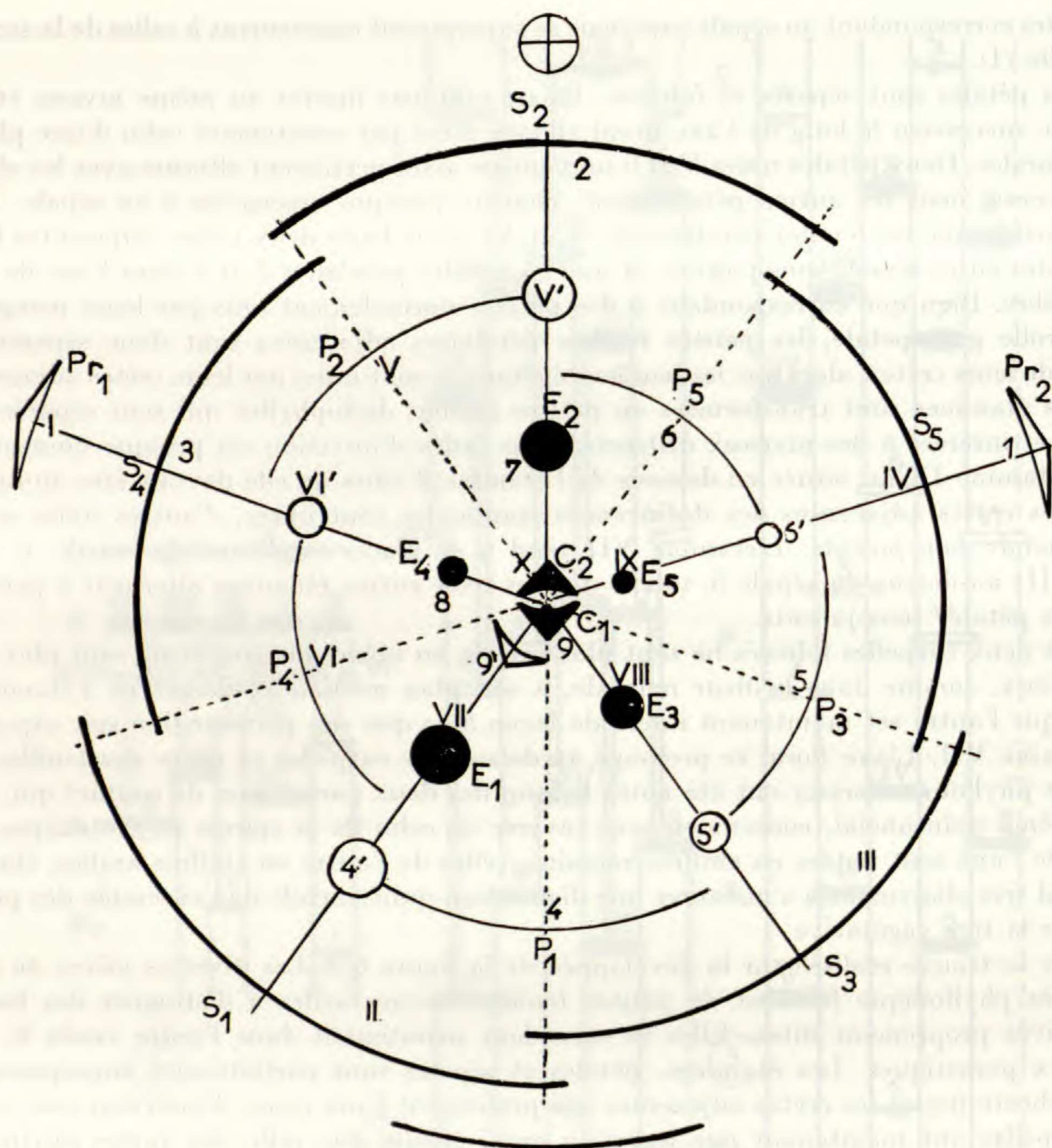


FIG. 7. — *Merremia angustifolia* : Diagramme de la fleur normale avec indication des positions prises par les pétales (*4′-6′*, *V′-VI′*) et le carpelle inférieur (*9′*) dans les fleurs phyllodiques, où la phyllotaxie devient végétative. Mêmes notations que dans la figure précédente, avec en plus Pr_1-Pr_2 préfeuilles, S_1-S_5 sépales, P_1-P_5 pétales, E_1-E_5 étamines, C_1-C_2 carpelles.

sion végétative est donnée à l'apex floral par divers agents, ici sans doute par des mycoplasmes, cette prosenthèse ne se manifeste plus qu'à demi et l'on voit certains pétales se superposer à des sépales, puis elle ne se manifeste plus du tout. Il serait absurde de nier l'existence d'un processus prosenthétique, puisque ce serait admettre qu'une modification phyllotaxique dont nul ne contestera l'existence est en effet sans cause. LYNDON (1978*b*) a du reste donné de subtiles hypothèses sur les facteurs déterminant la position des pièces florales de *Silene coeli-rosa*.

Le pétale de *Ranunculus repens* L. et son écaille nectarifère

Le *Ranunculus repens* présente des pétales normalement diplophylles, munis d'un très court onglet unifacial que prolonge dorsalement la lame pétalaire, et porteur ventralement d'une zone transverse faite de la confluence des marges de cette dernière. La zone transverse prolifère en la petite lame abritant le nectaire du pétale (fig. 8/1).

Traité par le 2.4-D, ce pétale fournit d'intéressantes modifications de sa lame ventrale nectarifère. Tandis que sa lame principale, dorsale, devient plus étroite (fig. 8/2), sa lame ventrale devient involutée (fig. 9/1) puis soude ses marges latérales, maintenant ventrales, de sorte que se réalise un cornet. Les figures 8 et 9 donnent plusieurs exemples de ces scyphies formées à partir de l'écaille nectarifère. Comme celle-ci présentait du côté interne, vers lequel elle s'est enroulée, sa face morphologiquement dorsale, c'est cette face qui tapisse l'intérieur du cornet. De plus, la région médiane de l'écaille originelle produit vers l'intérieur, c'est-à-dire du côté de la face morphologiquement dorsale, un appendice (fig. 9/1-4) qui peut lui-même prendre la forme d'une petite scyphie (fig. 8/3). Cette scyphie mériphylle semble provenir d'une invagination de la région apicale de l'écaille suivant un processus schématisé par la figure 8/4, qu'on rapprochera de la figure 8/2, pétale I. C'est ici une lame ventrale d'organe diplophylle, formée elle-même de l'union de deux lobes de la lame principale dorsale, qui engendre la scyphie mériphylle. Cette dernière présente souvent à son tour un appendice marginal (fig. 9/6) qui, peut-être, serait susceptible de se développer en scyphie mériphylle de second ordre.

Ces écailles nectarifères si curieuses et relativement si volumineuses reçoivent un faisceau vasculaire complexe de l'onglet pétalaire, alors que les écailles normales ne sont pas vascularisées. L'orientation de ce faisceau est inverse vers le bas (fig. 9/9), ce qui est normal s'agissant de la lame ventrale d'un phyllome diplophylle, puis le faisceau tend à devenir centrique, à bois externe (hadrocentrique, fig. 9/3), ce qui reflète l'enroulement de la lame nectarifère vers l'intérieur. L'orientation de ce petit faisceau n'est cependant pas toujours nette, et il peut être centrique à liber externe (leptocentrique, fig. 9/7). D'autre part, la lame nectarifère scyphiée et la scyphie mériphylle qu'elle porte sont plus ou moins adnées à la lame principale, dorsale, du pétale.

Ces modifications sont purement tératologiques. Certains *Ranunculus* possèdent bien des structures nectarifères en forme de cornet, mais elles n'ont pas même signification que la scyphie ventrale décrite ici. Par contre, le mouvement d'involution de la lame ventrale que nous avons trouvé se rencontre souvent dans les étamines virescentes ou pétaloïdes (Jäger, 1961, voir aussi plus loin le cas des étamines de Narcisse), où il s'accompagne d'une involution de la lame dorsale qui n'intervient pas dans le cas présent, parce que sans doute la lame nectarifère est chez *Ranunculus* presque totalement séparée de la lame principale (dorsale).

Les sépales et pétales des fleurs « doubles » de *Clarkia* aff. *pulchella* Pursh.

Les *Clarkia* cultivés proches de *C. pulchella* diffèrent souvent des *C. pulchella* sauvages, en particulier parce que leurs pétales ne présentent pas les appendices stipulaires de l'onglet qui caractérisent ceux de cette espèce. On a pensé que certains *Clarkia* horticoles sont des hybrides de *C. pulchella* et *C. unguiculata* Lindl. (*C. elegans* Dougl., voir Bailey, 1949). *C. unguiculata* n'a pas de stipules pétalaires, et c'est à de tels hybrides que doivent peut-

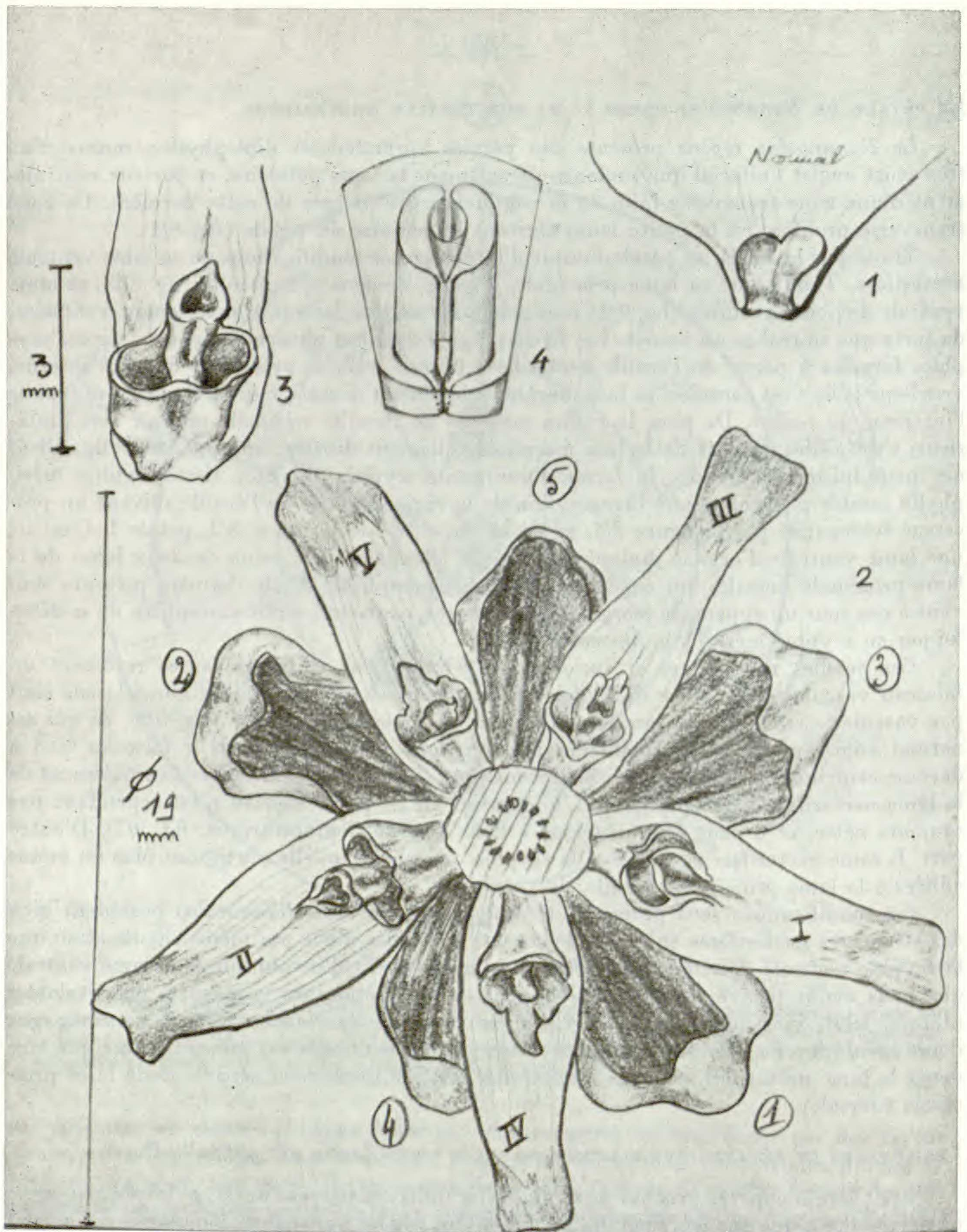


FIG. 8. — *Ranunculus repens* : 1, Base d'un pétale normal, vue ventrale. 2, Fleur d'une plante traitée par le 2.4-D. Pétales réduits à écailles nectarifères scyphiées. 3, Détail d'une écaille nectarifère scyphiée porteuse elle-même d'une scyphie. (Voir texte.) 4, Schéma interprétatif de l'écaille précédente. En 2, les sépales sont notés en chiffres romains suivant leur ordre quinconcial, et les pétales en chiffres arabes selon un pareil ordre supposé.

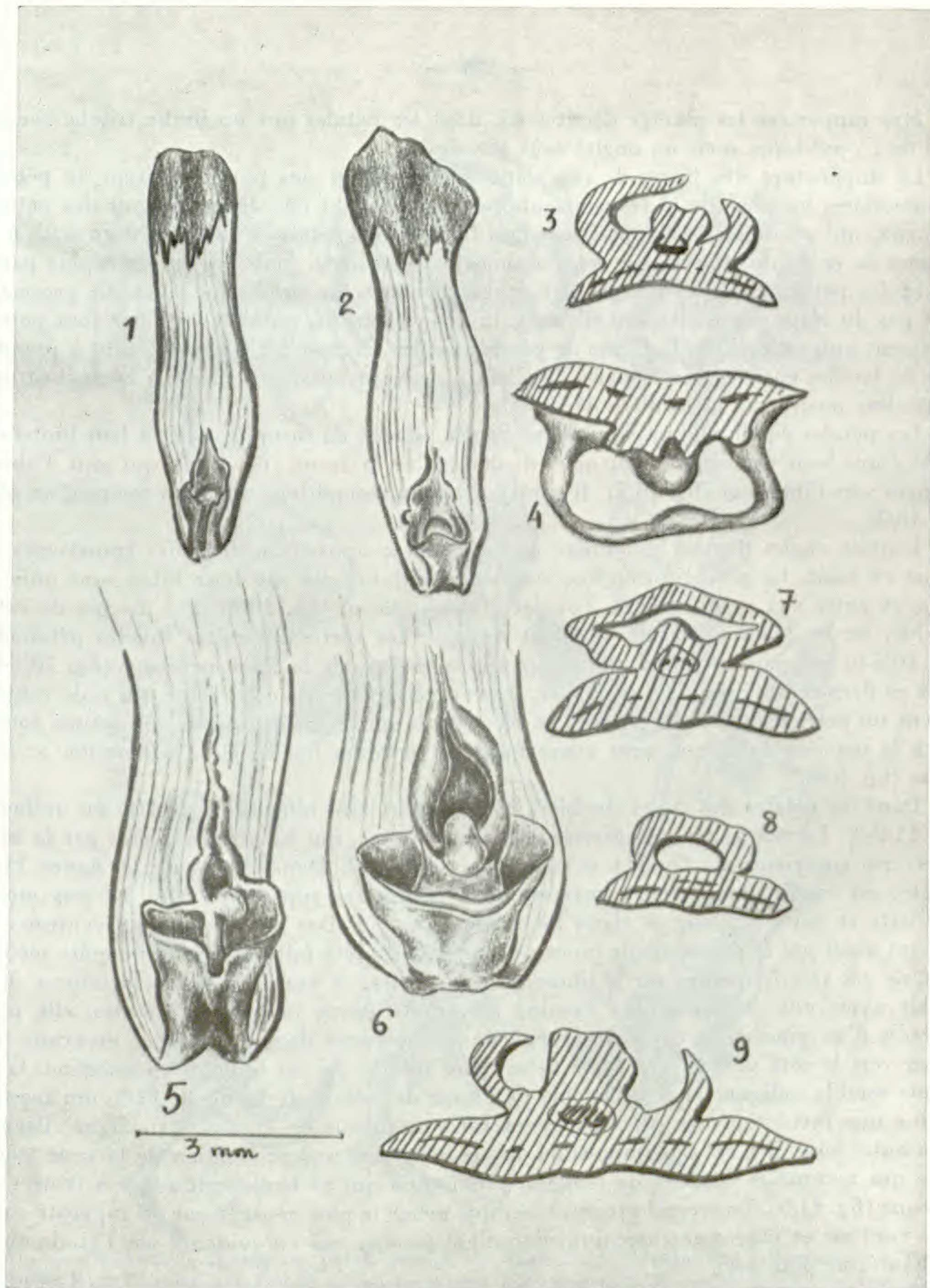


Fig. 9. — *Ranunculus repens* : 1-2, Pétales à écaille nectarifère scyphiée renfermant une protubérance. 3-4, Coupes transversales de pétales au niveau de telles écailles. La face ventrale est vers le haut en 3, vers le bas en 4. 5-6, L'écaille nectarifère scyphiée renferme une scyphie abritant une protubérance. La scyphie interne est adnée au pétale. 7-9, Coupes transversales dans des pétales au niveau de scyphies formées par leur écailles nectarifères. (Voir texte.) Le bois des faisceaux est représenté par des arcs noirs. Le faisceau irriguant la scyphie est inversé en 9 (liber hachuré), le liber n'est pas figuré dans les autres coupes.

être être rapportées les plantes décrites ici, dont les pétales ont un limbe trilobé comme celui de *C. pulchella*, mais un onglet sans stipules.

La duplicature des fleurs de ces plantes n'intervient pas par apparition de pétales surnuméraires ou issus de la transformation d'étamines, ni par dédoublement des pétales normaux, qui conduirait à l'apparition d'un faisceau de pétales à la place d'un seul, à la manière de ce qu'on trouve chez les Fuschias et les Œillets, mais par hypertrophie particulière des pétales dont les marges deviennent laciniées en nombreux lobes. Ce processus n'est pas du reste essentiellement distinct du dédoublement, puisque les lobes sont potentiellement aptes à prendre la forme de pétales entiers, comme les folioles le sont à prendre celle de feuilles entières. Les sépales de *Clarkia* peuvent aussi contribuer à la duplicature, étant alors modifiés à la manière des pétales.

Les pétales des fleurs simples ont un onglet bifacial de forme banale et leur limbe est formé d'une lame principale médiane et de deux lobes latéraux (fig. 10/1), qui sont d'abord reployés vers l'intérieur (fig. 10/2). Il peut y avoir un second lobe distal au moins d'un côté (fig. 10/3).

L'étroit onglet devient volontiers unifacial, avec apparition de zones transverses en bas et en haut. Le pétale forme une simple scyphie lorsque ses deux lobes sont unis au limbe et entre eux ventralement, l'onglet étant unifacial (fig. 10/9). Les marges de cette scyphie, ou les lobes isolés, développent souvent des sortes d'étroites folioles pétaloïdes (fig. 10/5-6) qui peuvent aussi apparaître sur la surface de la lame pétalaire (fig. 10/6-8). Dans ce dernier cas il semble, en réalité, y avoir plissement de cette lame qui isole ventralement un petit segment marginal et se reconstitue immédiatement par une suture, tout à fait à la manière de ce que nous avons vu dans certaines feuilles de *Pelargonium* × *hortorum* (fig. 5/6).

Dans les pétales des fleurs doubles, l'onglet peut être bifacial (fig. 11/1) ou unifacial (fig. 11/2-3). La marge est très divisée en lobes pétalins, qui sont aussi portés par la zone transverse supérieure de l'onglet si celui-ci est unifacial. Dans le cas de la figure 11/3, l'onglet est extrêmement court, mais sa zone transverse supérieure n'en est pas moins manifeste et porte un long et étroit lobe médio-ventral. Des lobes laminaux ventraux se forment aussi par le processus de pincement auquel il a été fait allusion. Une crête médio-ventrale est très fréquente sur le limbe de ces pétales, et porte aussi des laciniures. Elle semble avoir une origine mixte. Comme les proliférations laminales latérales, elle peut provenir d'un pincement apical intervenu de bonne heure dans l'ontogénie et ayant fait passer vers le côté ventral une sorte de scyphie aplatie qui est la crête en question. C'est ce que semble indiquer la morphologie de l'apex du pétale de la figure 12/3, qui montre comme une involution des deux zones latérales au-dessus de la région médiane (flèche). D'un autre côté, il n'est pas impossible que la crête soit une production de la zone transverse qui marque le sommet de l'onglet, production qui se trouverait adnée à la nervure médiane (fig. 11/9). Le second processus semble même le plus général, car les rapports entre crête ventrale et plissement apical médian n'ont pu être mis en évidence par l'étude ontogénique (voir plus bas).

On notera que les marges inférieures du pétale de la figure 11/1, dont l'onglet est bifacial, s'étalent en une base pétalaire dont l'insertion se fait suivant un arc sur le tube floral. Les épaulements de cette zone, sous l'onglet proprement dit, développent eux aussi des lobe pétalins qui sont des sortes de stipules.

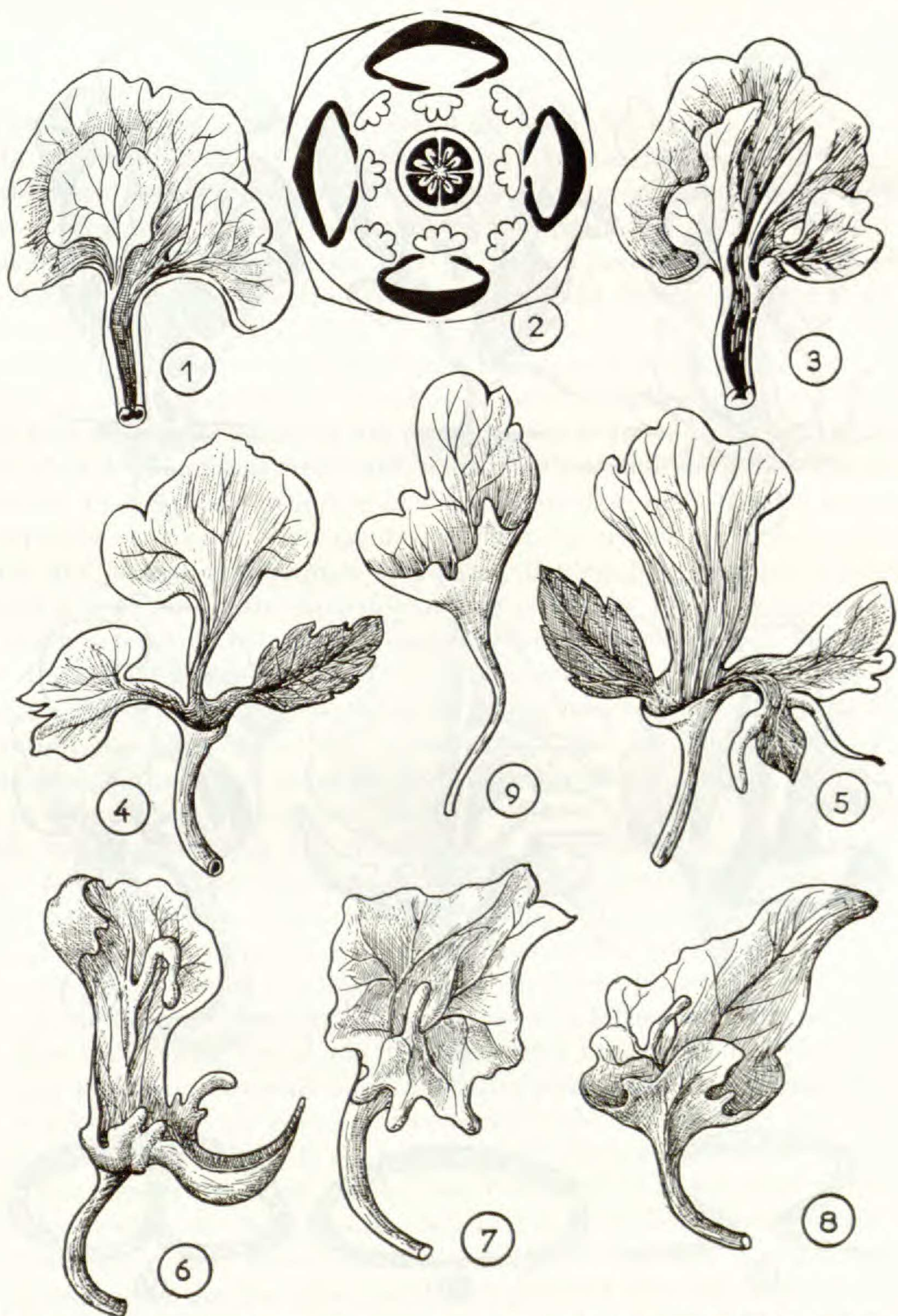


FIG. 10. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1, Pétale normal, vue ventrale. 2, Fleur normale, diagramme. 3, Pétale à deux lobes à droite. 4-9, Pétales à onglet unifacial, lobés ou non au niveau de leur limbe, avec en 6-8 des protubérances laminales ventrales (voir texte). Les pièces 3-9 sont vues ventralement.

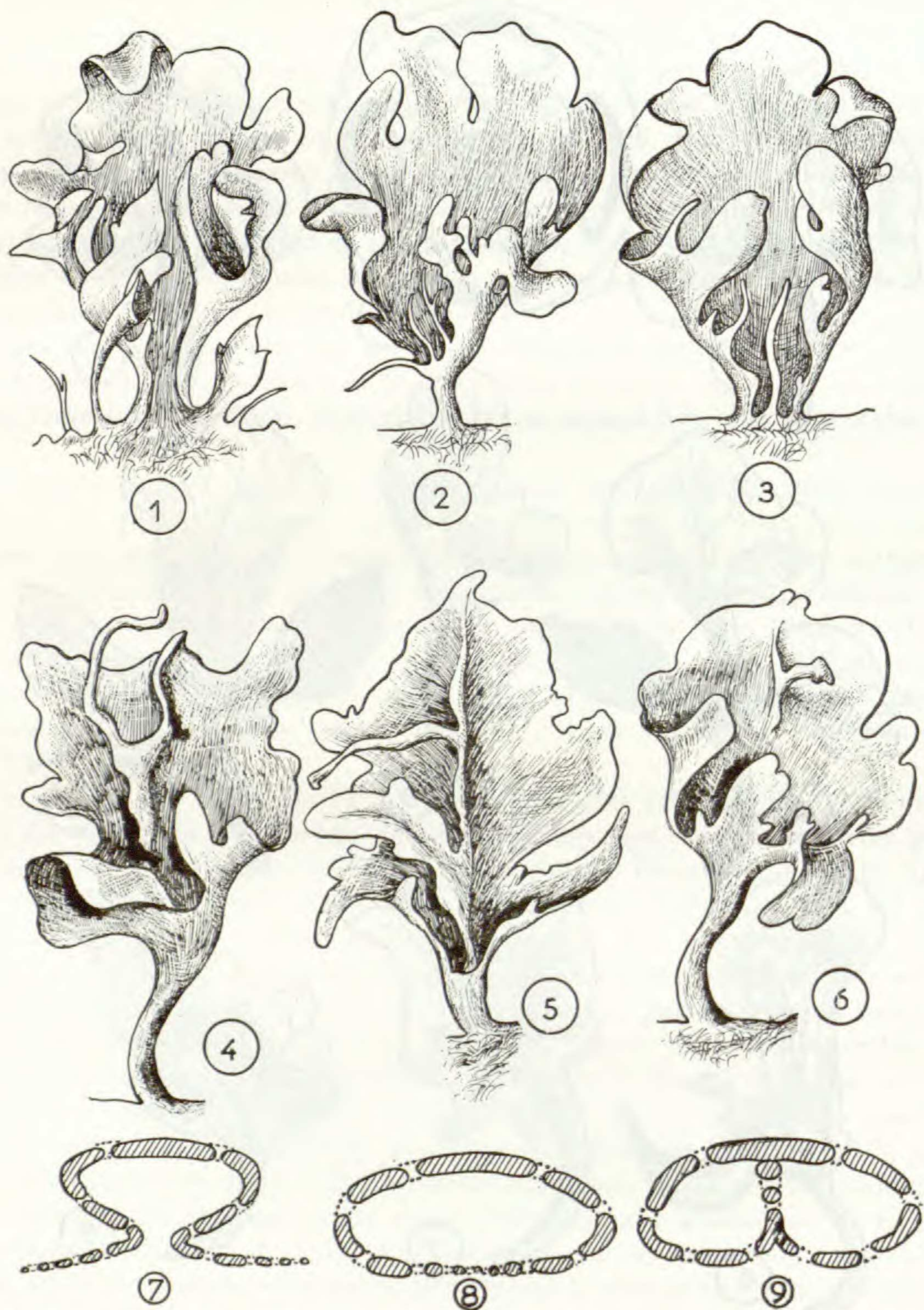


Fig. 11. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1-6, Pétales de fleurs « doubles », en vue ventrale. Onglet unifacial sauf en 1. (Voir texte.) 7-9, Schéma de divers pétales de fleurs doubles ; coupes transversales. La lame pétalaire est figurée par des zones hachurées jointes par des pointillés, pour montrer sa division marginale en lobes. 7 correspond à un pétale du type de celui de 1, 8 correspond au type de 2, et 9 à des pétales munis d'une crête médio-ventrale longitudinale issue de la zone transverse (4-6).

Les sépales des fleurs doubles peuvent aussi produire de tels lobes sur leurs marges (fig. 12/2). Ils deviennent souvent unifaciaux à leur base, mais sans former d'onglet bien distinct. La zone transverse supérieure limitant leur portion unifaciale se trouve en effet pratiquement au niveau d'insertion du sépale sur le tube floral. L'onglet est massif et extrêmement court. Le remploiement vers l'intérieur des marges sépalaires n'en est pas moins facile à constater (fig. 12/1-2, 14/2). On peut aussi penser que l'onglet sépalaire, loin en vérité d'être réduit à presque rien, est partie intégrante du tube floral. Il est possible qu'il soit toujours unifacial, même dans les fleurs normales, mais que cette unifacialité soit masquée par son intégration au tube et la non-prolifération de sa zone transverse supérieure. Toujours est-il que cette dernière apparaît et développe souvent des lobes pétalins dans les fleurs doubles (fig. 12/1).

La figure 10/2 représente le diagramme d'une fleur normale. L'androcée a été supposé diplostémone. Il est classiquement considéré comme obdiplostémone chez les Onagracées, mais il faut bien voir que l'insertion des étamines sur le tube, au niveau de laquelle l'obdiplostémonie n'est d'ailleurs pas très nette, n'est pas l'insertion vraie, laquelle se fait évidemment au niveau du réceptacle proprement dit. Comme dans cette famille, les sépales et leurs étamines opposées reçoivent leur vascularisation à un niveau inférieur à celui où s'isolent les faisceaux des pétales et étamines épipétales, il n'est peut-être pas interdit de penser que les fleurs y sont en réalité diplostémones. Les figures 13/1-4 montrent des coupes de fleurs doubles à sépales et pétales porteurs de lobes pétaloïdes, et la figure 14/2 donne le diagramme d'une telle fleur. La figure 14/1 représente le bouton d'une fleur double, tandis que les figures 14/3-9 montrent les stades de l'ontogénie des pétales de ces fleurs doubles et s'interprètent par les schémas des figures 13/5-9. Les lobes marginaux se développent de façon basipète de part et d'autre du lobe médian, ils sont notés 1, 2, 3, 4 ; 1′, 2′, 3′, 4′. Entre eux se forment des pincements intercalaires a, a′, b, b′. On n'a pas figuré de pincement apical, car il n'en a pas été observé dans les primordiums. Les lobes principaux, après s'être formés le long des marges latérales du primordium, apparaissent sur la marge de la zone transverse supérieure de son onglet, puis un lobe mixte 5-5′ se forme sur et de part et d'autre du point d'union des marges latérales qui constituent celle de la zone transverse. Il correspond à une foliole transverse, qui peut être adnée à la région médio-ventrale de la lame pétalaire, et participer à la formation de la crête longitudinale. Il peut se faire qu'un lobe formé par l'un des côtés seulement de la zone transverse soit adné à la lame pétalaire. Souvent aussi des lobes principaux et intermédiaires se forment sur la zone transverse sans qu'aucun soit emporté sur la face ventrale du pétale (fig. 14/7-9 et diagramme de la figure 14/2). Il y a fréquemment alors, au niveau de la zone transverse, enroulement des marges droite et gauche vers l'intérieur, à la façon de ce que nous avons signalé dans les feuilles de *Pelargonium* [fig. 14/2 et 9, en 2 avec (pétale supérieur gauche) ou sans (pétales inférieurs) formation d'un lobe ventro-médian, marqué d'une flèche].

Il est à remarquer que les lobes pétaloïdes peuvent être très nombreux et condensés au niveau de la marge, surtout celle de la zone transverse (fig. 14/9). Ils donnent alors l'impression de ne plus être tout à fait marginaux, parce que la marge qui les porte est ondulée de façon complexe. La disposition des lobes rappelle alors celle des ovules sur un placenta.

Goebel (1886) a brièvement étudié des fleurs doubles de *Clarkia* et admis que la région médio-dorsale de leurs pétales peut développer des lobes pétaloïdes (fig. 14/10). Nous

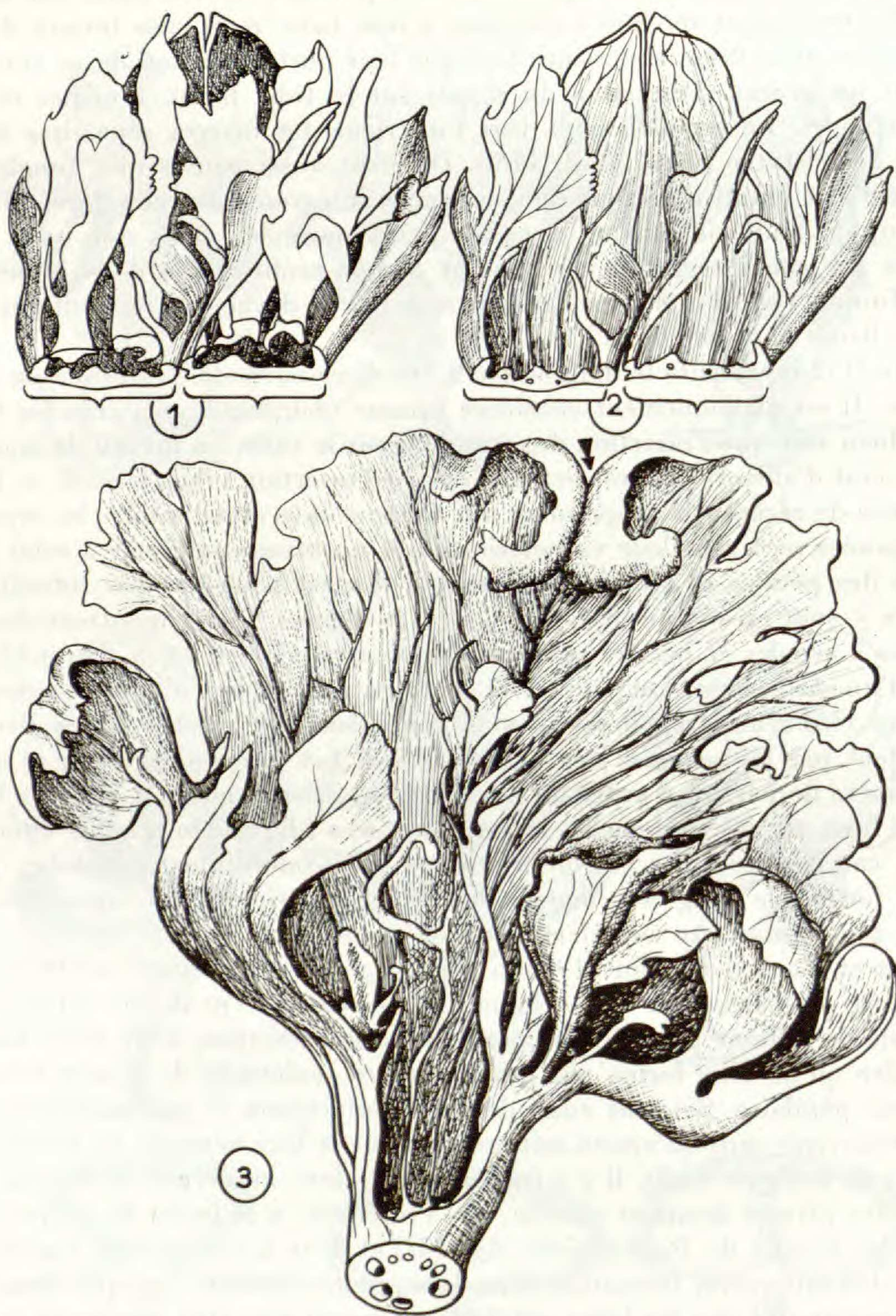


FIG. 12. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1-2, Sépales de fleurs doubles, en partie unis deux à deux submarginalement. Dans chaque couple, chaque sépale est marqué d'une accolade. Les sépales en 1 ont un très court onglet unifacial, supprimé sur la figure, de sorte que les lobes de la lame antérieure ne paraissent pas continus avec le reste du phyllome. Ces lobes sont pétaloïdes, comme le sont les bords des sépales proprement dits. Parties pétaloïdes en blanc. 3, Pétale d'une fleur double. Formation d'une scyphie mériphylle en bas à droite ; crête médio-ventrale issue de la zone transverse ; involution des marges supérieures après dichotomie terminale (flèche).

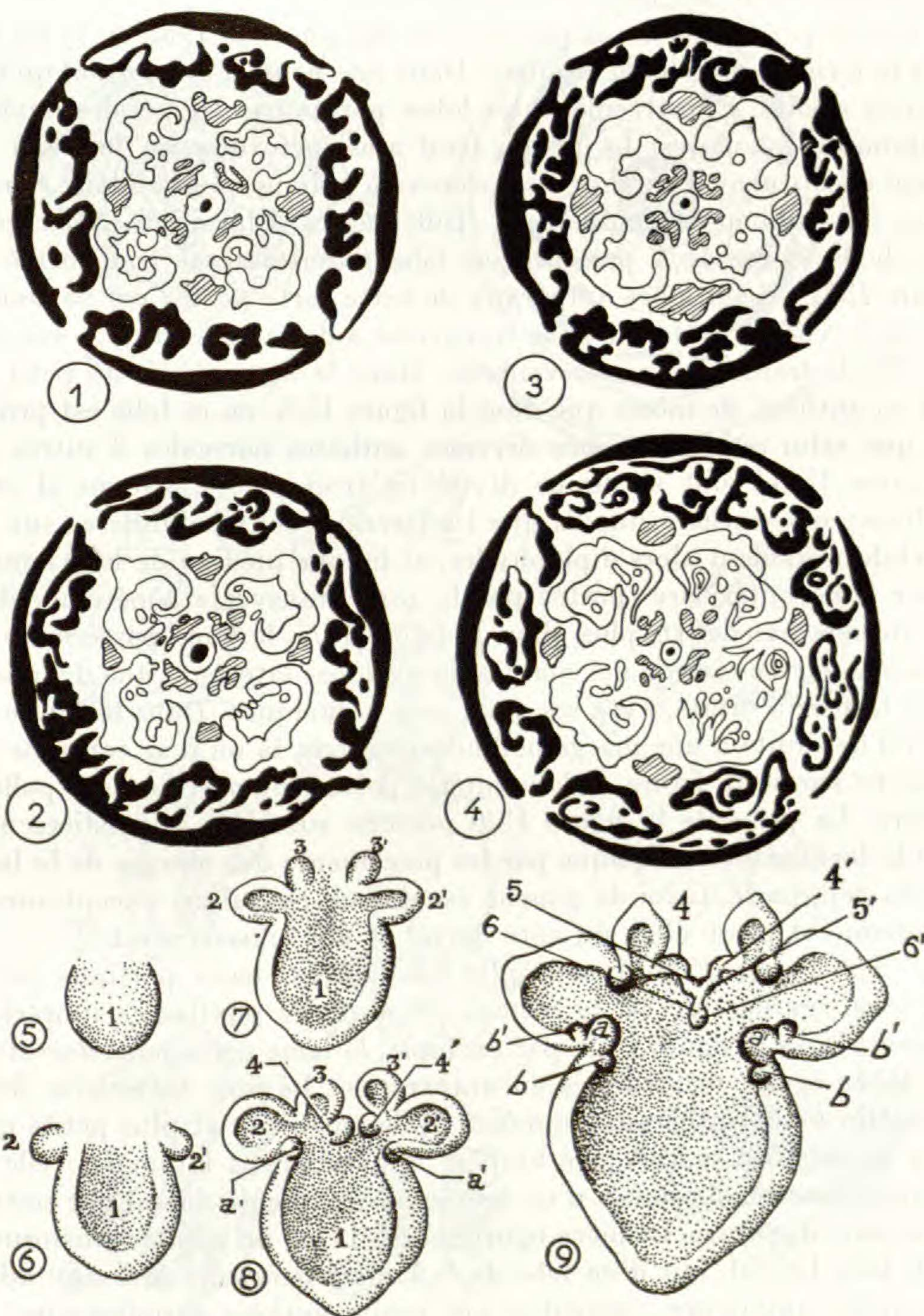


Fig. 13. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1-4, Coupes de fleurs doubles. Sépales en noir, pétales en blanc, étamines hachurées. 5-9, Schémas de l'ontogenèse des pétales lobés des fleurs doubles. Le lobe principal médian est noté 1, les lobes latéraux 2-4, 2'-4'. Le lobe 5-5' se développe sur la zone transverse dominant l'onglet : il est mixte. Le lobe 6-6', mixte aussi, est emporté sur la nervure médio-ventrale et forme la crête ventrale. *a*, *b*, *a'*, *b'* lobes intermédiaires. Vue de dessus, apex en bas.

n'avons pas rencontré cette disposition, et il se pourrait que Goebel ait alors pris pour des lobes pétalins des lobes qui appartenaient en fait aux zones transverses des sépales adjacents aux pétales qu'il considérait (voir fig. 14/2).

Les lobes formés par les sépales et pétales sont des sortes de folioles, et les folioles prennent volontiers la forme de phyllomes entiers. Dans une fleur, il est normal qu'elle prennent celle de phyllomes sexués. Effectivement, les lobes portés par les pétales deviennent assez souvent des étamines foliolaires. Le pétale tend ainsi à former un faisceau staminal du type de ceux qui constituent les androcées normaux à polymérie secondaire (Guédès, 1979), où les étamines ont subi un dédoublement (Dilléniacées, Clusiacées, Malvacées, etc.).

Le pétale de la figure 15/1 présente un lobe antéro-latéral transformé en anthère, celui de la figure 15/2 a deux lobes anthéraux de cette sorte portés par sa zone transverse. Dans la figure 15/3 (vue de profil), la zone transverse a donné naissance à une seule anthère en position de foliole transverse médio-ventrale. Dans la figure 15/4, un petit lobe médian est transformé en anthère, de même que dans la figure 15/5, où ce lobe est prolongé par un appendice tel que celui qui existe chez diverses anthères normales d'autres espèces. Les pétales des figures 15/6-7 ont un limbe divisé en trois pièces, comme il est normal et la médiane a formé une anthère, tandis que les latérales sont pollinifères sur une ou deux marges. Ces pétales semblent alors diplophylles, et le lobe médian de leur lame postérieure forme avec leur lame antérieure (portée par la zone transverse supérieure de son onglet unifacial) une anthère banale. De plus, dans la figure 15/7, la lame postérieure a différencié des sacs polliniques sur une partie des marges de ses lobes latéraux, une demi-anthère étant ainsi assez bien formée à droite, avec ses deux sacs polliniques. Dans la figure 15/6, le lobe postérieur latéral de droite a une marge pollinifère en bas, là où il se continue avec la lame ventrale. A gauche sur cette figure, le lobe latéral postérieur porte un sac pollinique sur sa marge supérieure. La pièce de la figure 15/6 possède aussi des appendices apparemment laminaux dont la localisation s'explique par les pincements des marges de la lame pétalaire dont nous avons déjà parlé. Celui de gauche est dorsal, ce qui est exceptionnel : le lobule isolé par pincement est passé alors du côté dorsal et non plus ventral.

Les pièces des figures 15/8-11 sont plus sexualisées, leurs portions pétaloïdes sont réduites, mais leur signification est la même : ce sont des phyllomes simples porteurs de plusieurs anthères. Dans la figure 15/9, par exemple, la lame principale, dorsale, d'un pétale a formé deux lobes égaux transformés en anthères, et la zone transverse de ce pétale a produit deux autres lobes anthéraux de même taille entre eux et plus petits que les précédents. Dans la figure 15/8 se voit une anthère apparemment laminale : elle résulte sans doute de la transformation staminale d'un lobule passé du côté dorsal par suite d'un pincement de la lame suivi de suture. La pièce figurée en 15/11 est un pétale transformé en étamine dont un double lobe latéral, fait d'un lobe de la lame postérieure (dorsale) adné à un lobe de la lame ventrale (antérieure), constitue une petite anthère surnuméraire.

Lorsque des anthères se forment à partir de lobes de la lame principale d'un pétale ou de sa zone transverse, il s'agit en somme de scyphies mériphylles particulières, puisque ces anthères sont diplophylles et que la diplophyllie n'est qu'une scyphiation particulière (voir Troll, 1939 ; Guédès, 1979).

Si l'existence de lobules dorsaux est exceptionnelle chez les pétales, les étamines épipétales des fleurs doubles dont le filet est souvent aplati, et qui sont fertiles à la différence de celles des *Clarkia pulchella* sauvages, présentent au contraire fréquemment un

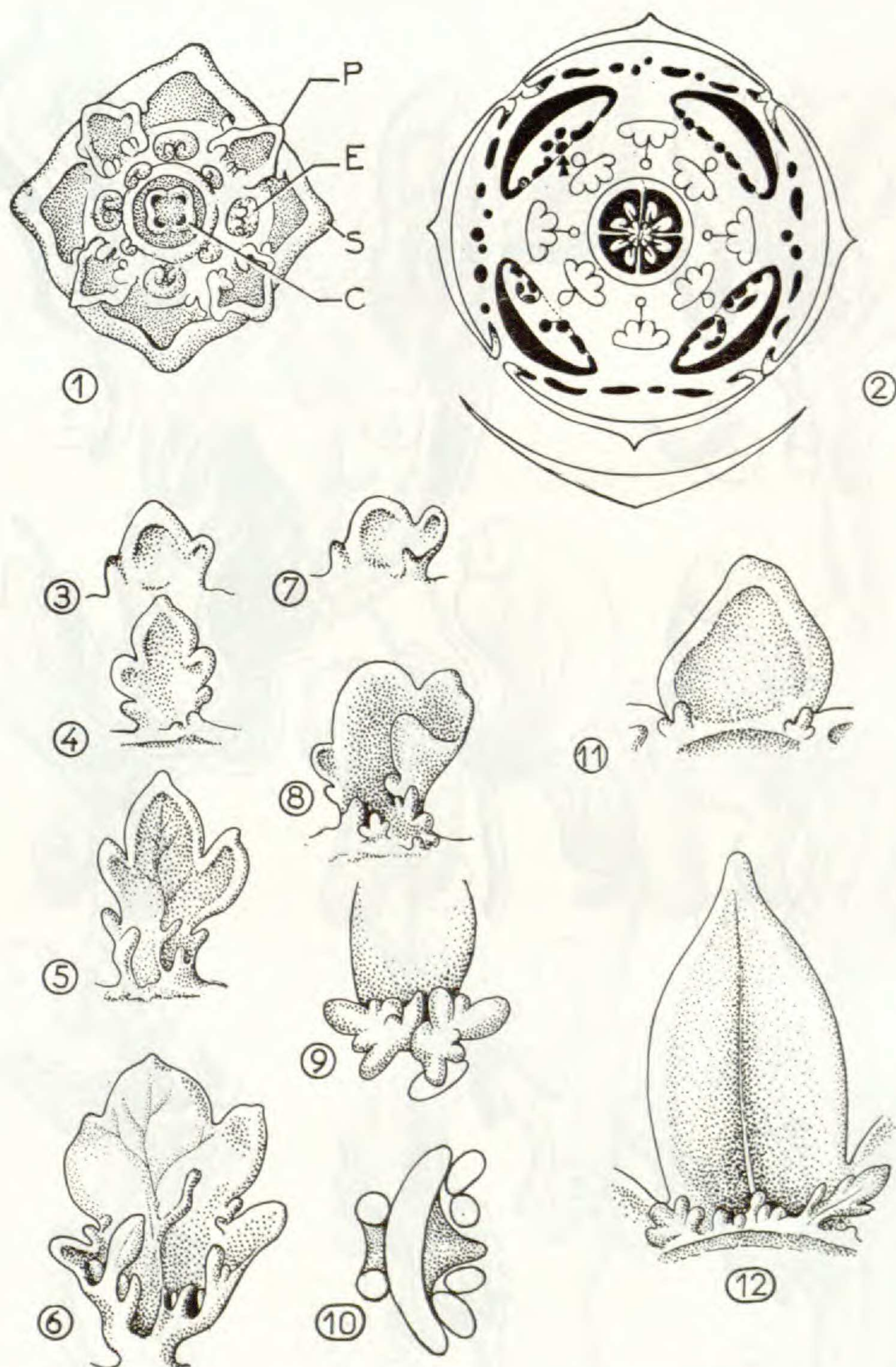


FIG. 14. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1, Bouton d'une fleur double. 2, Diagramme d'une fleur double. Sépales en blanc, pétales en noir, étamines en blanc. 3-6, Développement d'un pétale de fleur double, vue ventrale. Comparer aux figures 13/5-9. 7-9, Développement d'un pétale de fleur double à nombreux lobes au niveau de la zone transverse. 10, D'après GOEBEL (1886). Coupe transversale schématique d'un pétale de fleur double. (Voir texte.) Les lobes dorsaux appartenaient probablement aux sépales adjacents. 11-12, Développement d'un sépale de fleur double. Dans les séries 3-6, 7-9, 11-12, les stades sont empruntés à des pièces différentes. *C* carpelle, *É* étamine, *P* pétale, *S* sépale.

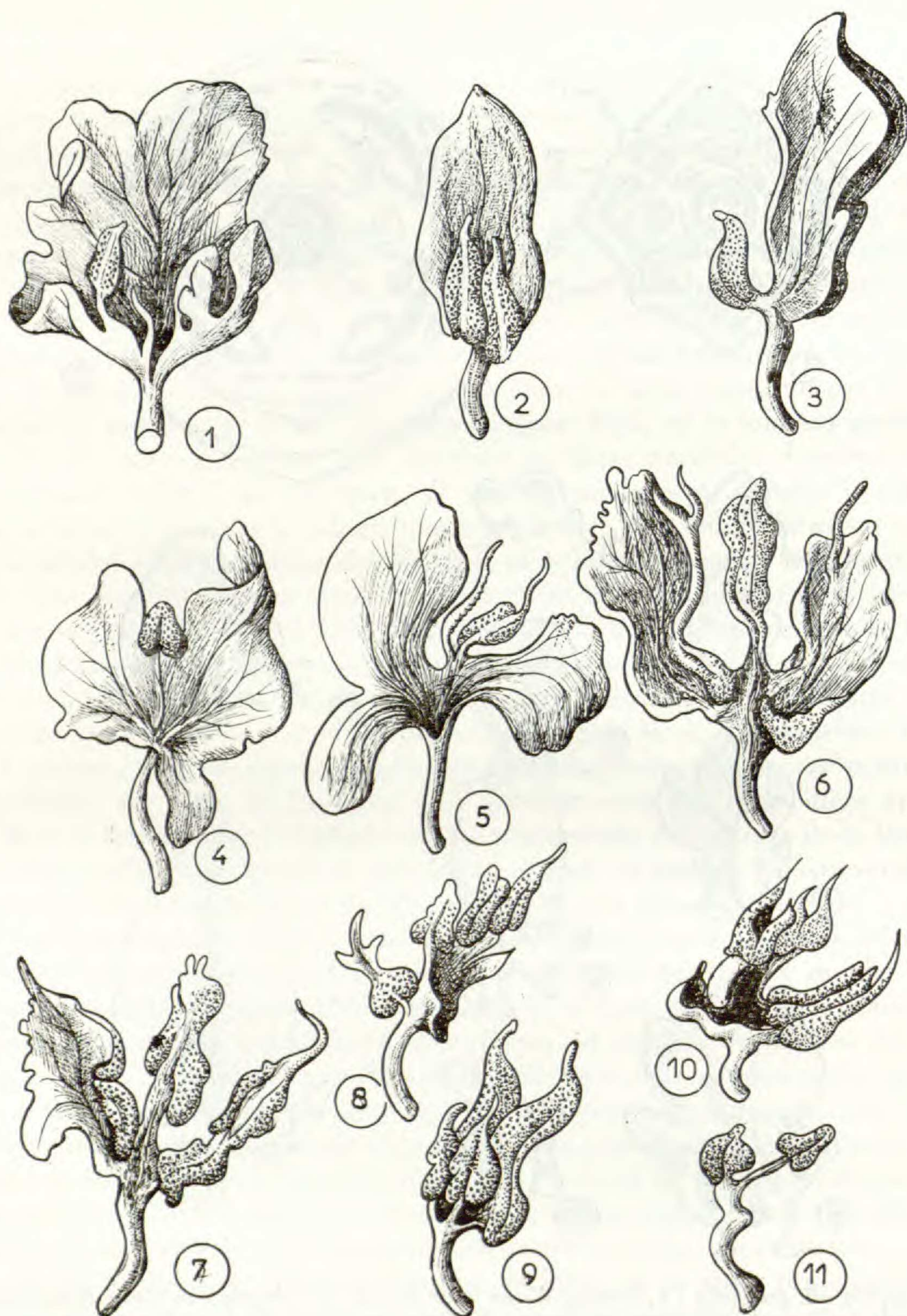


Fig. 15. — *Clarkia* aff. *puchella* : 1-11, Pétales de fleurs doubles à onglet unifacial et dont un ou plusieurs lobes sont devenus de petites étamines. (Voir texte.) Vues ventrales, sauf 3, en vue latérale.

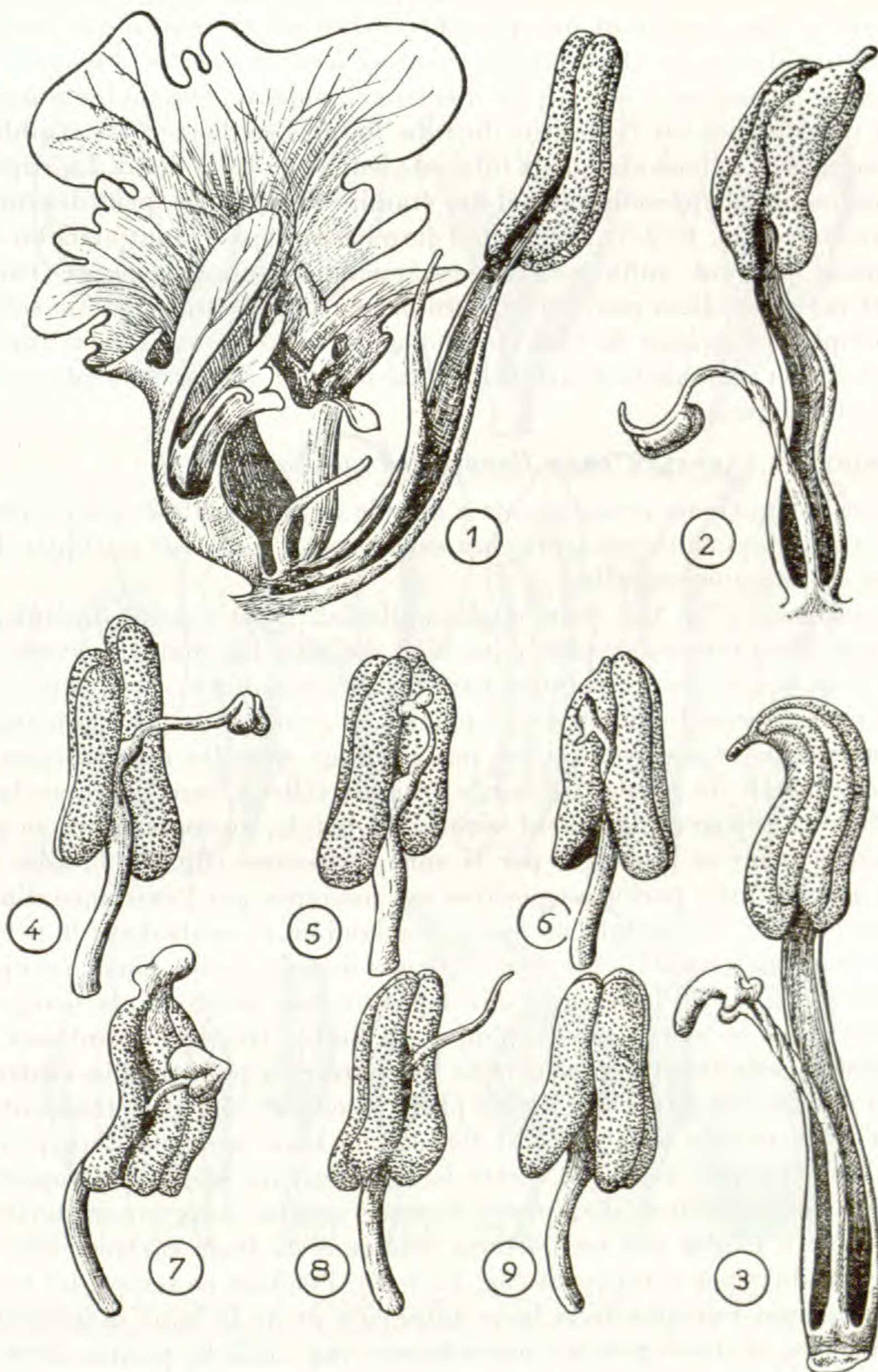


Fig. 16. — *Clarkia* aff. *pulchella* : 1, Pétale et étamine épipétale d'une fleur double. 2-3, Transformation en étamine de l'appendice dorsal d'une étamine épipétale (2) et de l'appendice ventral d'une étamine épisépale (4). 4-8, Appendices anthéraux parfois transformés en anthères plus ou moins nettes. 9, Anthère normale.

appendice médio-dorsal basal, inexistant chez *C. pulchella* (fig. 14/2, 16/1-2). Les étamines épisépales, quant à elles, montrent un appendice sub-basal et ventral qui semble bien être une stipule médiane. Il correspond à celui qui, chez les *Clarkia pulchella* sauvages, est généralement bifide comme il convient à une stipule médiane, bivalente, et dont les marges se prolongent par deux côtes velues sur l'intérieur du tube floral. Ces deux côtes semblent évidemment être les marges de la base staminale bifaciale, adnée au tube floral. La stipule médiane de ces étamines, comme l'appendice dorsal des étamines épipétales, peut devenir une petite étamine surnuméraire (fig. 16/2-3), le filet de l'étamine épisépale étant alors lui aussi aplati.

Les étamines peuvent enfin porter des appendices au niveau de leurs anthères (fig. 16/4-8), et ces appendices peuvent se terminer en petites anthères. Ce sont des sortes de scyphies mériphylles insérées du côté morphologiquement dorsal, le seul apparent, d'une anthère diplophylle, et isolées sans doute de la même manière que les éléments correspondants des pétales tératologiques.

Pétale, étamine et carpelle chez *Ranunculus auricomus* L.

Nous apportons quelques compléments à l'étude de Baum (1952) sur les intermédiaires entre pétales et étamines, si intéressants chez cette espèce, ainsi que quelques données trop sommaires sur les stamino-carpelles.

Le pétale est muni d'un très court onglet unifacial. Il est à peine diplophylle, se révélant plutôt assez obscurément scyphié dans bien des cas. La zone transverse du sommet de l'onglet est donc peu active, et ne forme pas l'écaille si manifeste chez beaucoup de Renoncules. Comme chez un grand nombre de ces plantes, la zone transverse, ici marge supérieure ventrale de la très discrète scyphie, n'est pas continue avec les marges apparentes de la lame principale, dorsale du pétale. La marge vraie de celle-ci, continue avec la zone transverse, court du côté topographiquement ventral du pétale, au moins dans sa portion inférieure, de façon à venir se prolonger par la zone transverse (fig. 17/1). Elle est très peu nette à l'état normal, mais parfois sa position est soulignée par l'existence d'un lobe pétaloïde inséré sur elle (fig. 17/3), donc en apparence laminal et ventral sur le pétale. La lame de celui-ci est alors plus étroite, et il arrive que ses marges vraies soient marquées par des crêtes bien nettes (fig. 17/2). Lorsque se développe un lobe pétaloïde, la marge qui le porte tend à coïncider avec la marge topographique du limbe. Des lobes ventraux de ce genre peuvent apparaître à droite et à gauche et se rencontrer au point médio-ventral de la zone transverse qui domine l'onglet. Dans les cas plus avancés, et bien plus fréquents, ils deviennent unis par leurs marges adjacentes et forment la lame ventrale d'un phyllome diplophylle tout à fait typique (fig. 17/4). Cette lame antérieure prend de l'importance, tandis que la lame principale diminue d'ampleur, de sorte que les deux lames deviennent égales et s'unissent l'une à l'autre par les portions médianes de leurs surfaces adjacentes, leurs bords demeurant libres par conséquent (fig. 17/4-10). Pendant ce temps, les zones de continuité entre les marges latérales de la lame antérieure et de la lame postérieure ont formé des sacs polliniques, d'abord presque ponctiformes (fig. 17/5-9, petites flèches) puis qui s'allongent jusqu'à occuper la longueur des quatre segments de marges (fig. 17/10). Les deux lames donnent ainsi le connectif de l'anthère dont les sacs polliniques occupent les quatre zones marginales (fig. 17/12). Ainsi se trouve réalisée l'étamine diplophylle. Le dernier reste de pétalisation qu'elle présente est un pointement stérile apical entre ses sacs polliniques (fig. 17/11), qui est d'ailleurs un caractère normal d'autres Renoncules.

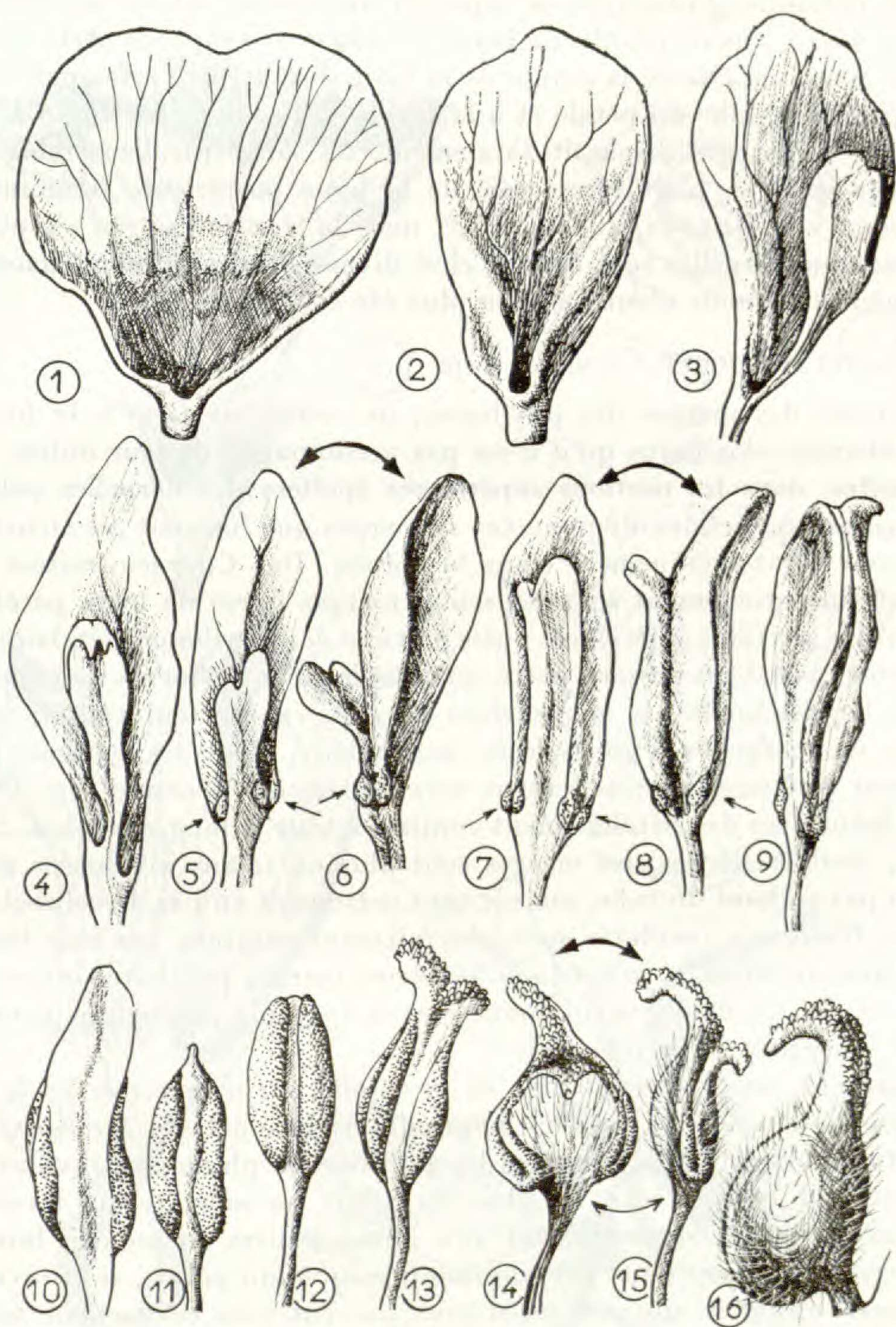


Fig. 17. — *Ranunculus auricomus* : 1, Pétale normal, vue ventrale. 2, Pétale à limbe étroit, à marges vraies assez distinctes, vue ventrale. 3, Pétale porteur d'un lobe marginal ventral. 4-11, Transformation du pétale en étamine. (Voir texte.) Vues ventrales sauf 6 et 8, qui sont des vues latérales de 5 et 7. Les petites flèches en 5-8 indiquent les ébauches de sacs polliniques. 12, Étamine normale, région supérieure. 13-16, Transformation de l'étamine en carpelle. Vues latérales, région adaxiale à droite, sauf 14, vue ventrale de 15.

Il arrive aussi parfois que l'étamine se transforme en carpelle. Dans ce cas, les deux lames adnées de l'étamine diplophylle se séparent au sommet et se couvrent de papilles stigmatiques (fig. 17/13, vue de profil). La lame antérieure se réduit de sorte que le stigmate du carpelle n'est constitué que de la pointe de la lame postérieure, principale, de l'étamine, celle qui correspond au limbe du pétale et à la feuille végétative (fig. 17/14-15). Il est probable que la lame antérieure disparaît totalement, de sorte que l'ensemble du carpelle, quoique ascidié (« pelté »), n'est formé que de la lame postérieure (stamino-carpelle de type *Sempervivum* ; voir Guédès, 1972*a*, 1979), mais la transformation n'a pu être étudiée en détail. Des stamino-carpelles sont connus chez diverses autres Renonculacées (*Eranthis*, *Helleborus*, *Delphinium*), mais n'ont pas non plus été étudiés de près.

Involution des pétales chez *Cucurbita pepo* L.

Un enroulement des marges des phyllomes, ne conduisant pas à la formation d'un cornet congénitalement clos parce qu'il n'est pas accompagné de leur union, se voit dans les carpelles épeltés, dans les portions supérieures épeltées des carpelles peltés (ascidiés) et dans les gynécées ou portions de gynécées syncarpes que forment ces structures. Il peut aussi se rencontrer tératologiquement dans la corolle. Des Courges traitées par le 2.4-D ont ainsi montré un enroulement soit des seules marges libres de leurs pétales (fig. 18/1, 19/1), soit aussi des portions inférieures unies en tube des phyllomes pétalaires (fig. 18/4-5, 19/2-4). Ce dernier cas est intéressant parce qu'alors le tube est formé de pétales unis selon d'étroites zones longitudinales de leur surface dorsale, exactement comme sont unies les portions fertiles des carpelles d'un gynécée uniloculaire, dont les marges, ovulifères ou placentifères, sont reployées nécessairement vers l'intérieur. Il arrive (fig. 19/3-4, flèches) que les marges involutées des pétales soient continues tout le long des lobes. Souvent aussi (mêmes figures, doubles flèches) les marges sont plus ou moins involutées au niveau des lobes, ne le sont pas en haut du tube, mais le sont nettement en bas de celui-ci. A ce dernier niveau, les deux lambeaux involutés sont généralement continus par leur bord supérieur, formant une structure cucullée, constituée des deux marges pétalaires adjacentes. L'intérieur de cette cuculle est évidemment limité par la face morphologiquement externe des pétales, dont il a l'aspect et la pilosité [1].

Anatomiquement, au niveau du tube de la corolle, on trouve que les lobes involutés sont vascularisés chacun par un faisceau longitudinal qui émet des rameaux obliques. Ces faisceaux longitudinaux, étant portés par des portions de phyllomes involutées, sont par conséquent inversés, à bois externe. De plus (fig. 18/5), on constate que les deux faisceaux inversés de lobes involutés adjacents sont unis l'un à l'autre en un seul faisceau inversé. Opposés à ce dernier, au bord de la portion non involutée du pétale, se trouvent deux faisceaux normalement orientés, qui eux aussi sont souvent unis en un seul. Ce ou ces faisceaux sont les faisceaux latéraux des pétales, normalement libres, mais qui tendent à s'unir en faisceaux synlatéraux comme il le font dans les gynécées. L'opposition d'un faisceau synlatéral normalement orienté et d'un faisceau « symplacentaire » à orientation inverse est frappante dans le gynécée des Crucifères où elle a donné lieu à des théories aussi hasardeuses qu'inutiles : elle n'est, on le voit, qu'un caractère banal des marges unies et involutées

1. Dans la région moyenne des pétales où nous disons les marges non involutées, les bandes marginales distales, involutées en haut et en bas, sont en réalité absentes ; c'est pourquoi elles ne peuvent se reployer.

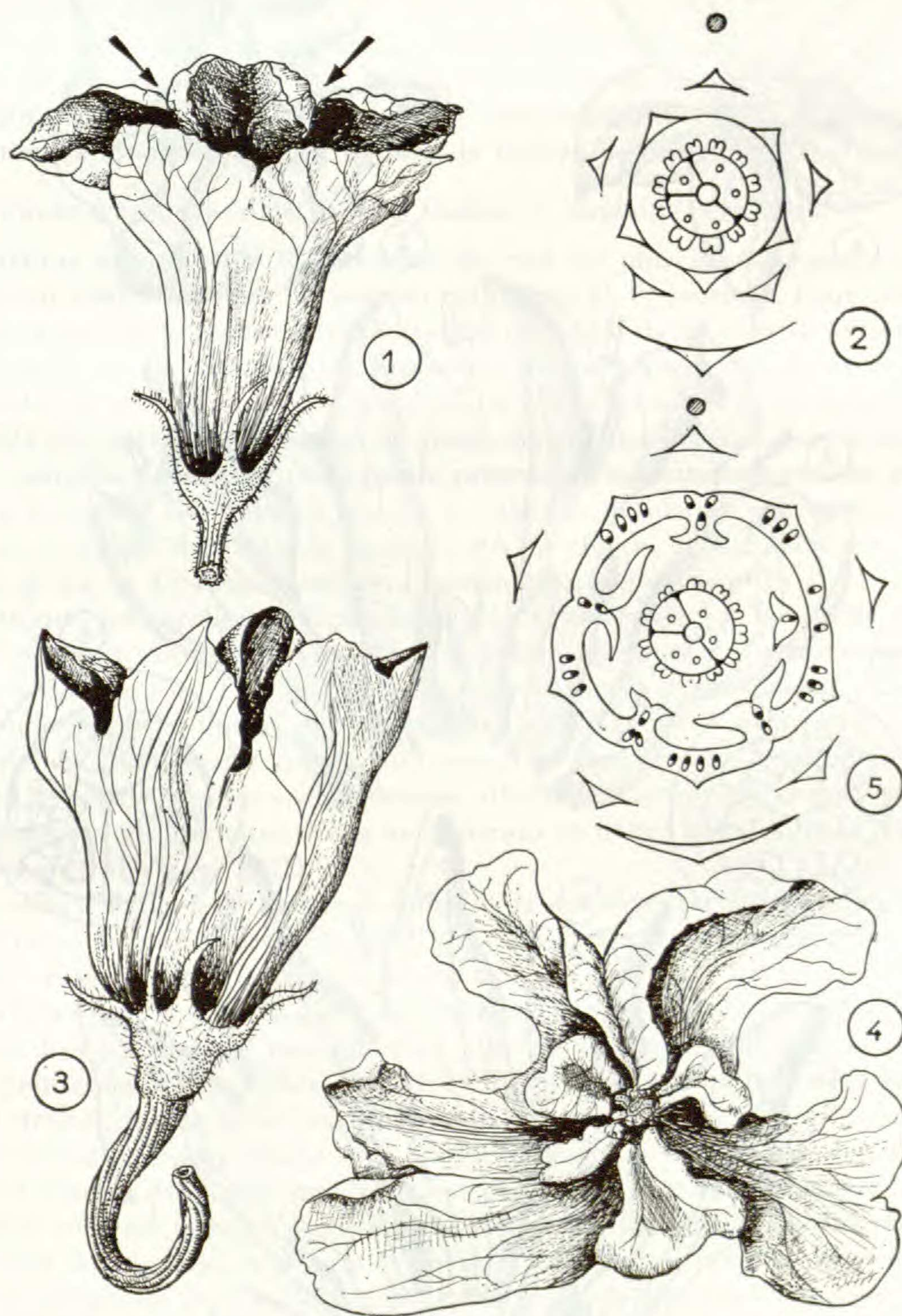


FIG. 18. — *Cucurbita pepo*, fleurs mâles : 1, Fleur de plante traitée au 2.4-D. Vue latérale. Début d'enroulement des marges pétalaires libres. 2, Diagramme d'une fleur normale. 3-4, Fleurs à marges pétalaires enroulées par suite de traitement au 2.4-D. Formation de cuculles ventrales par les zones involutées en 4 (voir figure suivante). 3 est vu latéralement, 4 de dessus. 5, Coupe d'une fleur tératologique à marges pétalaires involutées au niveau du tube corollin, avec ou sans union des faisceaux adjacents dans les zones de suture. (Voir texte.)

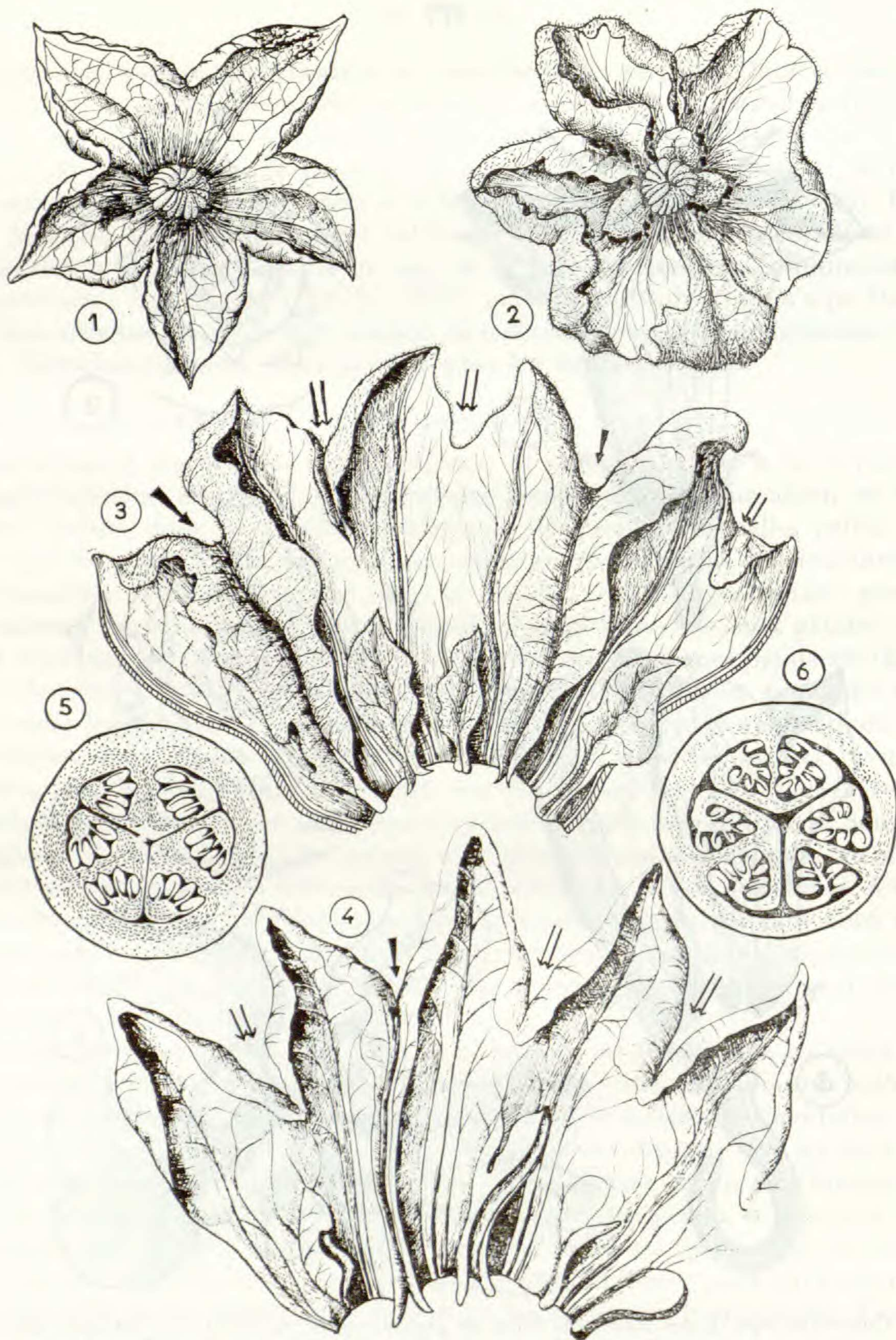


FIG. 19. — 1-5 : *Cucurbita pepo.* 1-4, Fleurs mâles : 1-2, Corolle tératologique vue de dessus ; légère involution des marges des pétales en 1 ; involution plus marquée et affectant le tube en 2 ; 3-4, corolles ouvertes de fleurs tératologiques à marges pétalaires involutées ; au niveau des sutures marquées de flèches épaisses, les marges involutées sont continues, au niveau de celles marquées de doubles flèches minces, elles n'existent qu'en haut, et en bas sous forme de cuculles. (Voir texte.) 5, Ovaire, coupe transversale. — 6, Coupe transversale de l'ovaire de *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. Les deux dernières figures montrent l'enroulement des marges carpellaires.

de phyllomes adjacents. Elle se trouve du reste dans d'autres gynécées ou portions de gynécées à placentation pariétale.

Dans le gynécée des Cucurbitacées, l'enroulement des marges des carpelles est très intense (fig. 19/5-6, voir aussi Puri, 1954), et il en est de même chez *Datura* (Solanacées, voir plus loin). L'action du 2.4-D induit un comportement identique chez les pétales de Courge, et nous allons voir que les pétales de *Datura* peuvent le présenter spontanément.

Fleurs doubles et « catacorolle » de *Datura* × *candida* (Pers.) Saff.

Les Daturas arborescents d'Amérique du Sud les plus généralement cultivés, qu'on nomme souvent *Datura arborea* L., sont en réalité des *D.* × *candida*. Leur calice a la forme d'une spathe à une seule pointe latérale, tandis que celui de *D. arborea* présente cinq dents sépalaires. Les *D.* × *candida* cultivés possèdent communément des fleurs doubles.

Chez celles-ci, on a signalé des transformations d'étamines et de carpelles en pétales (Penzig, 1921-22), mais nous n'en avons pratiquement pas observé. Les fleurs doubles que nous avons examinées sont marquées par la présence d'une ou deux corolles surnuméraires, intérieures à la corolle normale, et munies de lamelles pétaloïdes externes, problématiques en apparence, connues du reste de longue date (Wydler, 1852 ; Masters, 1869 ; Worsdell, 1916) et qu'on a considérées comme formant une « catacorolle ».

Il arrive que les corolles surnuméraires soient superposées à la corolle normale. Masters (1869) a décrit ainsi une fleur à trois corolles superposées, l'intermédiaire réduite et adnée en partie à l'interne. La superposition de verticilles floraux isomères et ici pentamères, place simplement les phyllomes dans la position qu'ils auraient si la phyllotaxie était spiralée, mettant en évidence les cinq orthostiques. Le plus souvent, et toujours dans les cas observés par nous, les corolles surnuméraires alternent, l'inférieure avec la corolle normale et la supérieure avec l'inférieure. Nous ne décrirons en détail que des fleurs à deux corolles, l'interne surnuméraire (fig. 20/1).

Si l'on enlève à une telle fleur son calice et sa corolle externe, normale, on trouve que la corolle interne surnuméraire (fig. 20/2) présente des appendices externes situés au dos de ses pétales dans la partie inférieure de son tube, et constituant la catacorolle. La surface limitant l'intérieur de la cuculle que forme chaque appendice a l'aspect de la surface pétalaire interne. Les appendices peuvent être plus ou moins développés, et parfois réduits à d'étroits pointements pétaloïdes (fig. 21/2). Il est fréquent qu'ils soient bifides en haut (fig. 21/1, à droite), indice d'une nature double.

Effectivement, ces appendices sont toujours situés au niveau du dos d'un pétale, et s'interprètent comme les bords involutés des pétales de la corolle normale, cette dernière rappelant donc celle des Courges étudiées précédemment (fig. 18-19). Toutefois, les languettes involutées sont ici séparées sauf tout à la base des pétales auxquels elles appartiennent, et adnées au pétale de la corolle surnuméraire auquel elles sont opposées (fig. 20/4). Il est à remarquer que la cucullation a lieu en sens inverse, vers l'extérieur, par rapport à celle des languettes des Courges. L'orientation inversée des languettes est bien celle qu'on attend des bords involutés des pétales normaux. L'étude anatomique (fig. 22/1-2) confirme l'orientation inverse des lobes catacorollins et leur appartenance aux pétales externes. Le mouvement d'involution des pétales peut être rapproché de celui des carpelles de *Datura*, qui sont particulièrement marqués chez *D. stramonium* L. (fig. 22/3-6 et Raud, 1963).

Penzig (1922) dit avoir vu des « *D. arborea* » (× *candida*) avec des lobes catacorollins

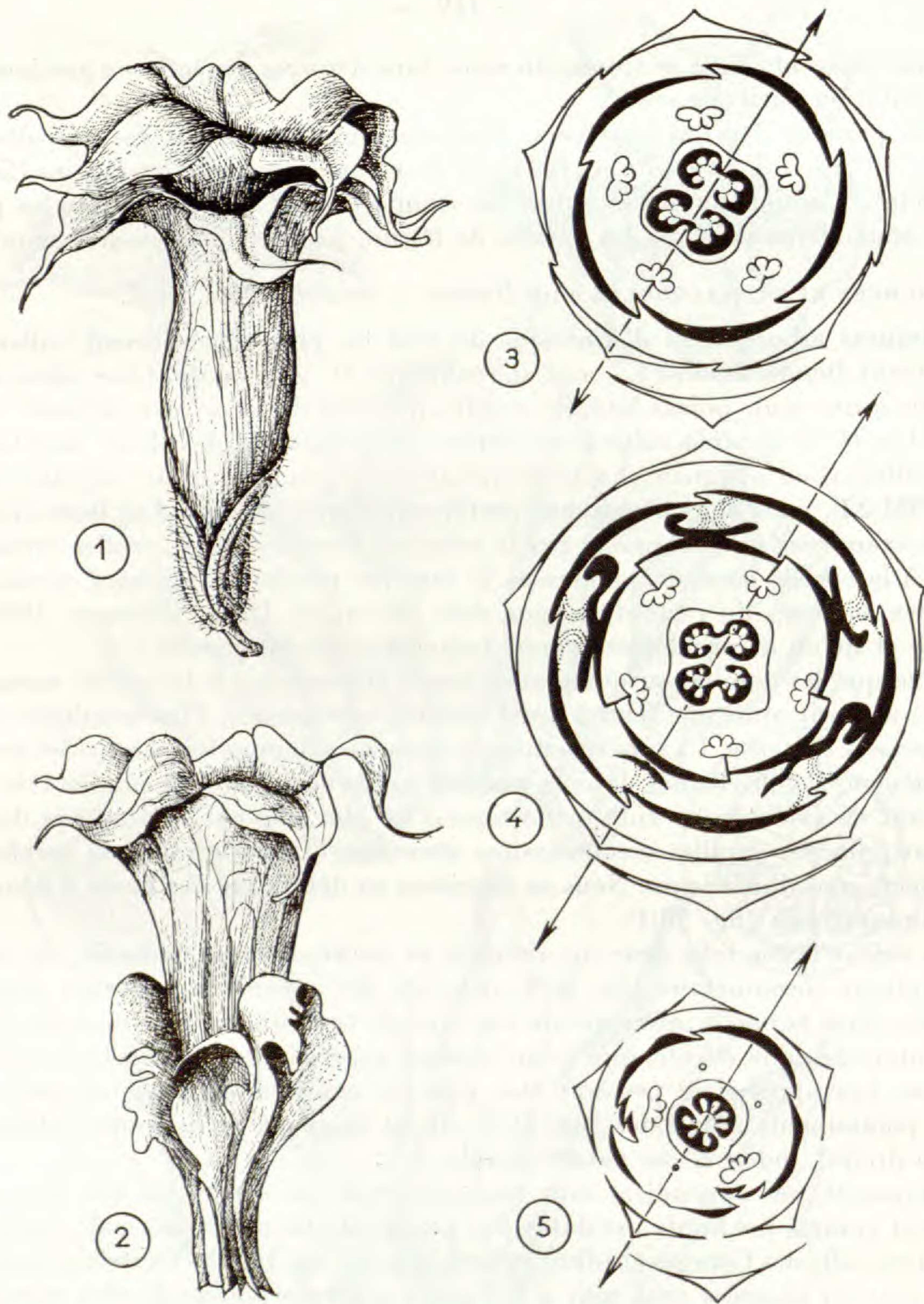


Fig. 20. — 1-4 : *Datura* × *candida*. 1, Fleur à deux corolles alternantes. 2, Corolle interne de la fleur précédente, montrant les formations catacorollines cucullées à l'extérieur et en bas de son tube. 3, Diagramme d'une fleur normale. 4, Diagramme d'une fleur à deux corolles : l'involution des marges pétalaires de la corolle externe conduit à la formation des lobes catacorollins. — 5, Diagramme de la fleur de *Salpiglossis*. Dans les diagrammes, les pétales sont représentés en noir, et la flèche double indique le plan de symétrie, qui devient celui de la fleur zygomorphe de *Salpiglossis*. Tandis que les deux carpelles sont orientés selon ce plan dans la fleur normale de *D. candida,* leur orientation est à peu près verticale dans la fleur à deux corolles. L'ovaire conserve en effet la même position par rapport à l'androcée.



FIG. 21. — *Datura* × *candida* : 1-2, Tubes de corolles internes de fleurs à deux corolles, étalés et vus dorsalement. Des formations catacorollines sont portées au niveau du dos des pétales sauf pour l'un de ceux de la corolle 2. Les accolades indiquent les trois faisceaux principaux des pétales constitutifs des corolles, la pointe de chaque accolade marquant le médian.

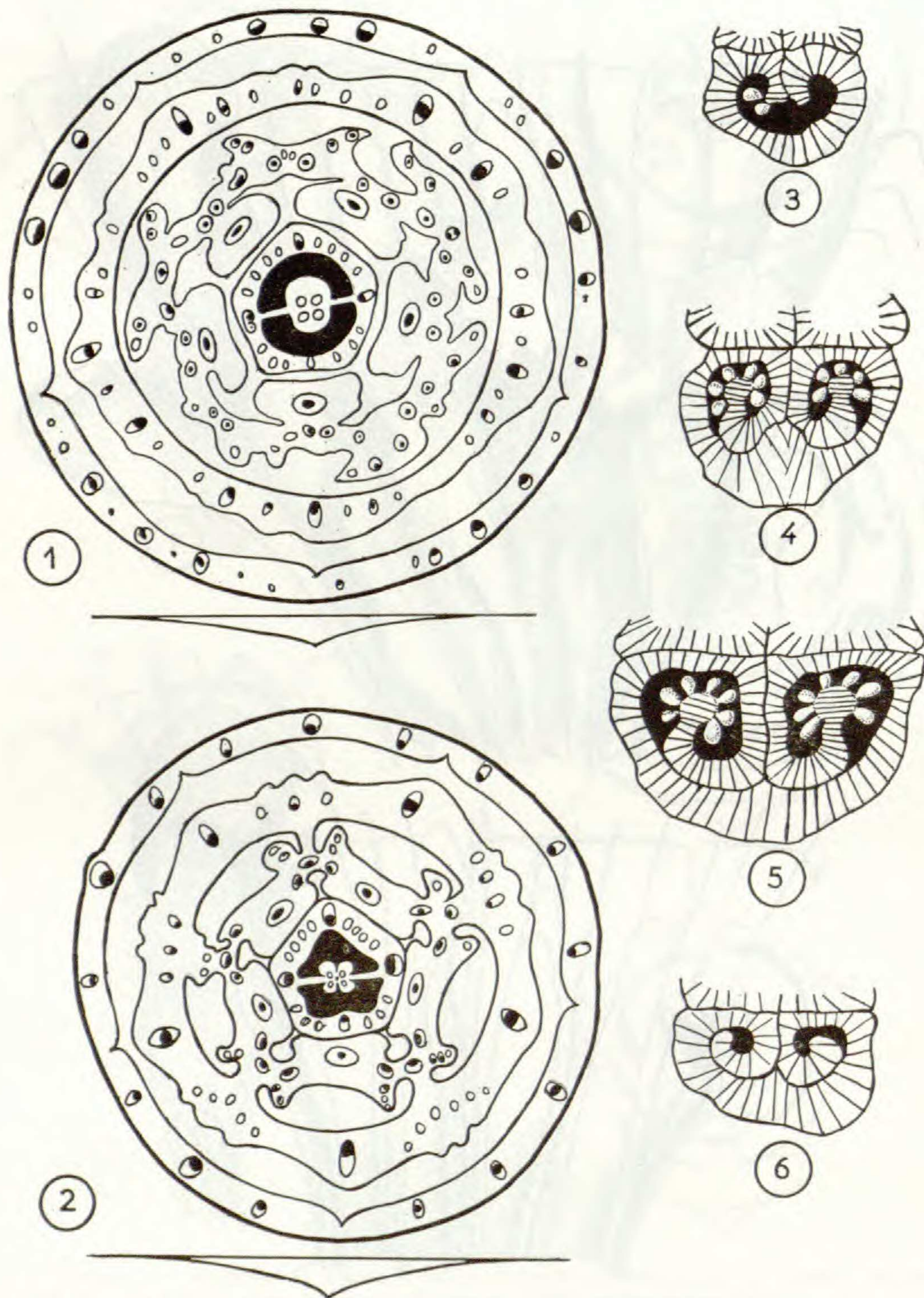


Fig. 22. — 1-2 : *Datura* × *candida*, coupes de fleur à deux corolles, passant par le milieu (1) et le bas du tube (2). En 2, la continuité des formations catacorollines avec la corolle externe est évidente. — 3-6 : *Datura stramonium*, coupes transversales de l'ovaire, de haut en bas. Semi-schématique. Noter l'enroulement des marges.

à l'extérieur de la corolle normale. Ces lobes étaient opposés aux pétales de la corolle et peut-être s'agissait-il en réalité d'une corolle surnuméraire comparable à celle située juste au-dessus de la corolle normale dans l'exemple décrit par Masters et auquel il a été fait allusion. L'orientation des pièces en question n'a pas été précisée par Penzig.

Des Tabacs (*Nicotiana tabacum* L.) ont montré à Penzig (1884) des formations catacorollines extérieures à la corolle normale, d'orientation inverse, et qui semblent avoir été constituées des marges pétalaires, cette fois révolutées et non plus involutées. Les deux marges adjacentes pouvaient sans doute être unies en un lobe continu. L'un de nous (M. G.) a observé de telles marges révolutées de façon indiscutable dans des Tabacs haploïdes communiqués par Mme Tran Than Van (Phytotron, Gif-sur-Yvette). Comme chez les Courges étudiées ci-dessus, l'existence de cette « révolution » des marges n'empêchait pas dans la plupart des cas l'union congénitale des pétales, ici selon d'étroites zones longitudinales de leur surface ventrale. Les corolles de ces Tabacs, comme celle de ceux étudiés par Penzig, étaient fendues selon les lignes d'union d'une des paires de marges pétalaires adjacentes, celles-ci alors également révolutées. Il n'y avait pas formation de lobes catacorollins libres par rapport aux pétales.

Les sépales de Gentiane, on le sait, sont normalement unis en tube, et leur union se fait selon des lignes submarginales de leurs surfaces ventrales, par l'intermédiaire de formations ligulaires, de sorte que leurs marges proprement dites demeurent libres à l'extérieur du tube (Guédès, 1978), tout à fait à la manière des pétales de ces corolles de Tabac.

Nouvelles données sur la paracorolle des Narcisses

La paracorolle des Narcisses a déjà été étudiée par l'un de nous (Guédès, 1966, 1972*b*). Il est clair qu'elle est formée par les six lames ventrales unies en tube des six tépales diplophylles. Cette interprétation est rendue évidente par l'étude de la dissociation des six tépales du périgone normal, chacun emportant sa portion de paracorolle, ou unité coronale (fig. 23/2), et par l'examen de fleurs doubles dans lesquelles les six étamines de l'androcée se transforment en périgone. Ces étamines sont diplophylles, leurs lames dorsales (postérieures) forment les lobes du périgone, et leurs lames ventrales deviennent en première approximation les six unités coronales qui s'unissent en une paracorolle correspondant au périgone surnuméraire. Ainsi s'explique très simplement l'inversion de l'orientation de la paracorolle, dont les faisceaux présentent leur bois vers l'extérieur. Les fleurs doubles possèdent du reste le plus souvent plusieurs périgones surnuméraires internes, chacun correspondant à une paire de cycles de pièces diplophylles et fournissant des intermédiaires semblables à ceux qu'on vient d'évoquer.

Nous apportons ici quelques données supplémentaires à l'appui de cette interprétation et attirons l'attention sur quelques phénomènes purement tératologiques qui peuvent affecter les étamines de Narcisse, et qu'il est intéressant de comparer à d'autres processus décrits dans le présent travail. La signification de la lame antérieure du tépale ou unité coronale par rapport à celle de l'étamine sera également discutée : bien que les deux organes soient diplophylles, leurs lames antérieures ne sont pas en effet absolument homologues.

Les figures 23 à 26 concernent des Narcisses horticoles appartenant à l'hybride *Narcissus* × *incomparabilis* Mill. Dans la figure 23/1, le périgone normal porte une paracorolle. Aux six étamines s'ajoute un verticille supplémentaire. Ces étamines sont pétaloïdes et chacune présente une unité coronale ainsi que parfois des restes de sacs polliniques. Suivent deux

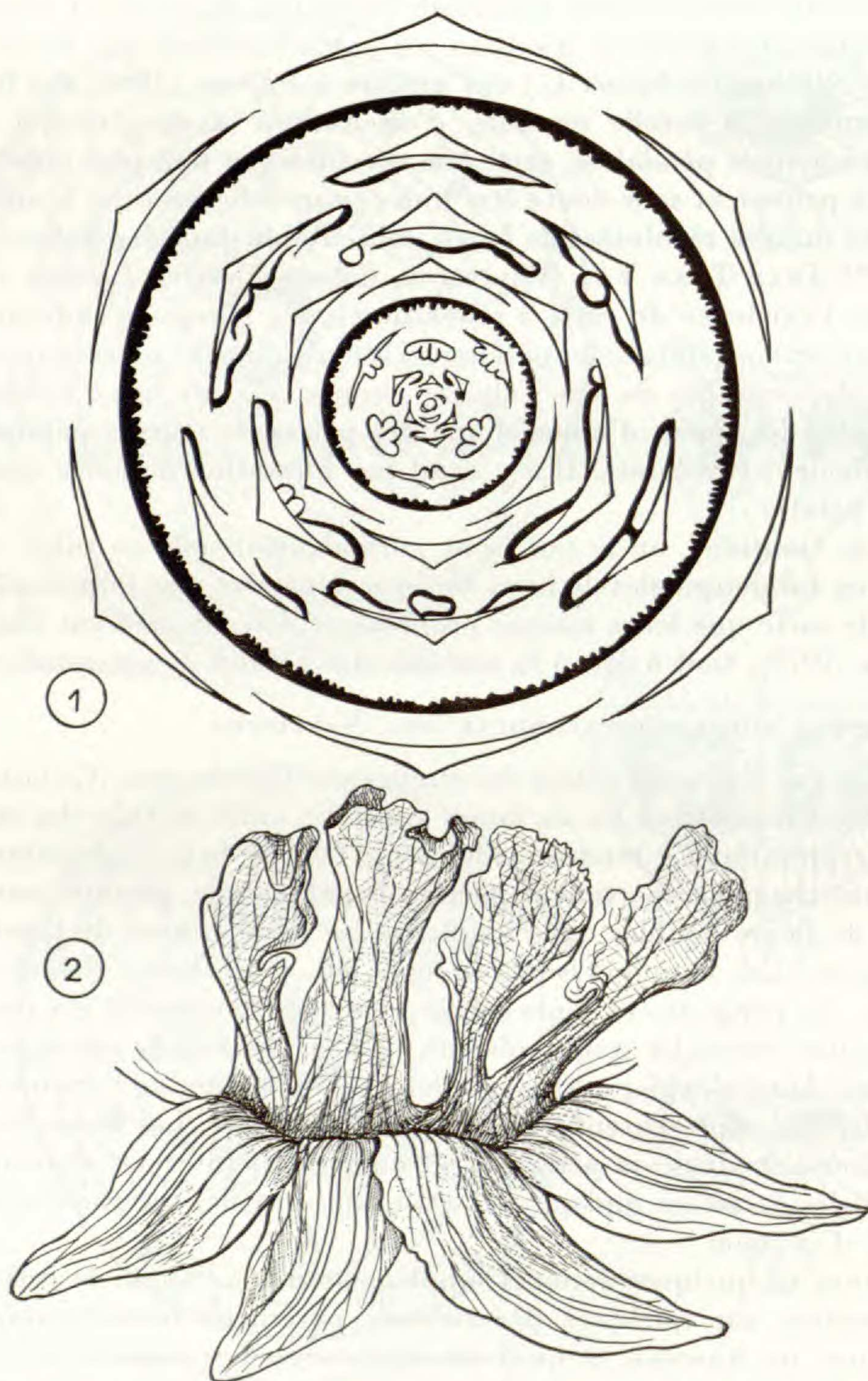


Fig. 23. — *Narcissus* × *incomparabilis* : 1, Diagramme d'une fleur double. Paracorolle et unités coronales ou leurs lobes constitutifs en noir. (Voir texte.) 2, Dissociation d'une portion de paracorolle (en haut) en unités coronales opposées à autant de tépales (en bas).

verticilles surnuméraires d'étamines tout à fait pétaloïdes qui ont formé une paracorolle normale. Il s'agit donc d'un second périgone et il abrite deux verticilles d'étamines, les extérieures un peu pétaloïdes, mais sans unité coronale bien formée, puis trois autres verticilles de petites pièces pétaloïdes, celles du verticille le plus externe munies d'une unité coronale. Il y avait en somme dans ce cas une surfleur double dans une fleur double : l'axe d'une fleur double par pétalisation de ses étamines s'était prolongé pour former une seconde fleur, double elle-même, par pétalisation de son androcée et apparition de trois verticilles pétaloïdes surnuméraires.

Lors de la pétalisation de l'étamine de *N.* × *incomparabilis*, la diplophyllie de l'organe est mise en évidence par le développement de ses deux lames, antérieure et postérieure, après disparition (non-formation) des deux appendices anthéraux qui font paraître le filet inséré dorsalement (voir Guédès, 1966). Dans la figure 24/1, un appendice existe encore à droite, tandis qu'est disparu son homologue de gauche. L'étamine est de ce côté pétaloïde au niveau de la zone de passage du filet à l'anthère, et la diplophyllie est évidente à cet endroit, c'est-à-dire que l'encoche qui sépare les lames antérieure et postérieure de l'anthère se prolonge dans cette zone. Le fond de cette encoche prolifère sur sa marge en deux lobes pétaloïdes situés sous les sacs polliniques. La situation n'est pas très différente dans la figure 24/10, mais la lame postérieure et la lame antérieure y sont pétalisées entièrement du côté stérile, à droite, si bien que ne subsiste plus qu'une demi-anthère dont la pointe est elle-même pétaloïde dans ses deux lames. Dans la figure 24/11, l'anthère a perdu son appendice inférieur du côté non pétaloïde (à gauche). Du côté pétaloïde, les deux lames antérieure et postérieure ne sont pétalisées qu'à demi, de sorte que l'apex de l'anthère demeure normal. En bas de la région anthérale, la lame antérieure est fort développée et colorée comme la paracorolle. Les faits sont à peu près les mêmes en 24/9, mais la lame antérieure est réduite du côté pétaloïde à cette région inférieure coronale jaune foncé. Elle ne forme plus de sacs polliniques. Les deux sacs visibles appartiennent à la lame postérieure et à la lame antérieure du côté non pétaloïde. Dans les figures 24/4-5, une situation identique existe des deux côtés. Au sommet de la lame postérieure pétaloïde se voient deux rudiments des sacs postérieurs qu'elle formait. La lame antérieure donne naissance à deux lobes dont la couleur et la consistance sont celles de la paracorolle. Dans la figure 25/5 ces lobes se prolongent sur la lame postérieure en un bourrelet massif médio-ventral : c'est le reste de la lame antérieure de l'étamine normale. En 24/2 et 4, comme en 25/4, le bourrelet n'existe plus et la lame antérieure est réduite à ses portions inférieures différenciées en lobes de paracorolle. Ces lobes ne sont, comme ceux de toute lame antérieure, que des lobes de la lame principale, postérieure, du phyllome, reployés en avant, et dont les marges sont continues au niveau de la zone transverse médio-ventrale (fig. 24/4, flèche). Le reploiement ne peut se produire totalement qu'en rapport avec l'unifacialité du filet. Si le filet n'est plus unifacial, les lobes deviennent latéraux (fig. 25/1) tout en conservant leur aspect de paracorolle. Les figures 26/1 et 4 représentent des cas dans lesquels le filet est bifacial, mais où les lobes sont repliés ventralement.

Au contraire, et c'est ce qui correspond à la disposition du tépale normal, les deux lobes constitutifs de l'unité coronale peuvent être unis, après reploiement, tout le long de leurs marges distales devenues médio-ventrales, le filet étant bien entendu unifacial (fig. 24/3, 7 et 8, 25/5). L'étamine de la figure 25/5 est entièrement stérile, mais des échancrures de sa lame postérieure délimitent des zones marginales apicales qui correspondent

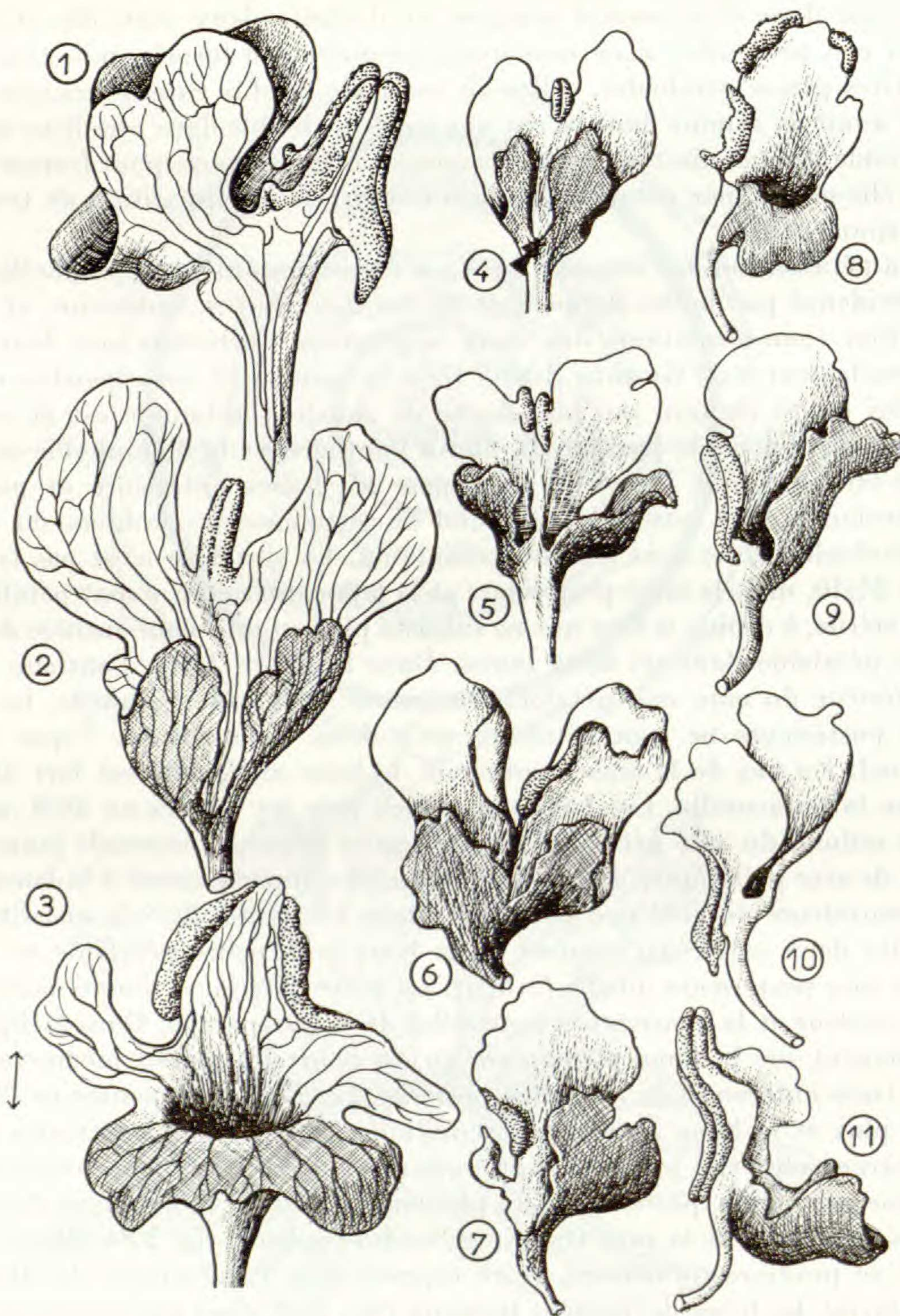


FIG. 24. — *Narcissus × incomparabilis.* Étamines pétaloïdes. Vues ventrales. La flèche en 4 indique la zone transverse supérieure du filet. Les lobes constitutifs de l'unité coronale de chaque étamine sont plus foncés. Deux étamines sont unies en 6 et leurs unités coronales commencent à former un segment de paracorolle. En 3, la double flèche indique la portion pétaloïde surajoutée à la lame du tépale en dessous de la zone correspondant à la région anthérale ; cette portion correspond à la partie supérieure du filet. En 1, le lobe antérieur pétaloïde à gauche correspond à un lobe constitutif de l'unité coronale mais il n'a pas la coloration de la paracorolle. (Autres explications dans le texte.)

à celles demeurées fertiles dans l'étamine de la figure 24/3. Les autres étamines mentionnées possèdent des restes des sacs polliniques postérieurs et leurs unités coronales demeurent en général échancrées au milieu de leur bord supérieur, indice de leur dualité morphologique.

La figure 24/6 montre un couple d'étamines de ce genre, celle de droite avec un sac pollinique postérieur encore bien net. Les lames postérieures de ces étamines tendent à former deux tépales, tandis que leurs lames antérieures commencent à s'unir en une portion de paracorolle. Leurs filets unifaciaux sont unis l'un à l'autre en une portion de tube périgonial.

Ainsi qu'il a été expliqué (Guédès, 1966), des pièces comme celle de la figure 24/3, proches du tépale mais où les sacs polliniques, mis à part les appendices inférieurs, sont encore presque normaux, montrent que la zone de séparation des lames antérieure et postérieure est dans le tépale située nettement en dessous de la région homologue de l'anthère, alors que dans l'étamine elle marque la limite de cette région par rapport au filet. La portion supérieure du filet staminal, délimitée par un segment fléché sur la figure 24/3, constitue la partie inférieure de la lame du tépale et de la lame antérieure (unité coronale) correspondante. Le schéma de la figure 27/10 fera comprendre cette manière de voir.

Un autre point important mis en évidence par l'étude de la pétalisation est que le lobe antérieur de l'étamine diplophylle n'est pas absolument homologue du lobe antérieur ou unité coronale du tépale également diplophylle. Ce fait sera expliqué après l'examen des étamines pétaloïdes du *Narcissus tazetta* L.

Le faisceau de l'étamine normale de *N. pseudo-narcissus* L. présente une triple plage ligneuse, ainsi qu'il a été figuré par Van Tieghem (1875, fig. 126). Il doit en être de même chez *N.* × *incomparabilis*, dont *N. pseudo-narcissus* est l'un des parents. Lors de la pétalisation de l'étamine de *N.* × *incomparabilis* on observe une tendance du faisceau médian de l'étamine pétaloïde à se cliver en trois faisceaux (fig. 25/3) en haut du filet. Le clivage peut s'étendre à toute la longueur du faisceau médian du limbe du tépale, sauf vers la pointe (fig. 25/1), et les faisceaux ainsi libérés sont libres même au sommet en cas de pétalisation très avancée. Le clivage du médian peut aussi se produire en cinq faisceaux (fig. 25/2). Il semble bien que l'ensemble des trois ou cinq faisceaux centraux du limbe du tépale corresponde ainsi au faisceau unique mais complexe de l'étamine. Le tépale du reste reçoit cinq faisceaux environ du réceptacle et du tube floral. Ces faisceaux, au moins le médian et ses deux voisins immédiats, correspondraient aux constituants du faisceau staminal. De la même façon, il a été montré que le faisceau complexe de la nervure médiane et du pétiole de la feuille végétative de *Catharanthus roseus* (L.) G. Don correspond au rapprochement des faisceaux de la région médiane du pétale (Guédès et Gourret, 1973). Tous les faisceaux vasculaires sont complexes, étant formés de files parallèles de trachéides, vaisseaux et autres éléments, mais il est remarquable que, dans le cas de la pétalisation des étamines de Narcisse, l'influence pétalisatrice entraîne une dissociation du faisceau staminal ou foliaire, alors que dans d'autres cas elle conduit à la différenciation de faisceaux nouveaux, parallèles à lui, le faisceau staminal ne demeurant alors ni plus ni moins complexe qu'à l'état sexué. On peut donc dire, semble-t-il, que le faisceau staminal de Narcisse et le faisceau pétiolaire de *Catharanthus* sont homologues de l'ensemble des faisceaux des régions médianes des pétales correspondants. Il est clair que, dans des pièces comme celles des figures 25/1 et 3, le tépale possède trois faisceaux centraux, dont le médian, correspondant à la dissociation du faisceau staminal (1), et deux ensembles de faisceaux issus de la divi-

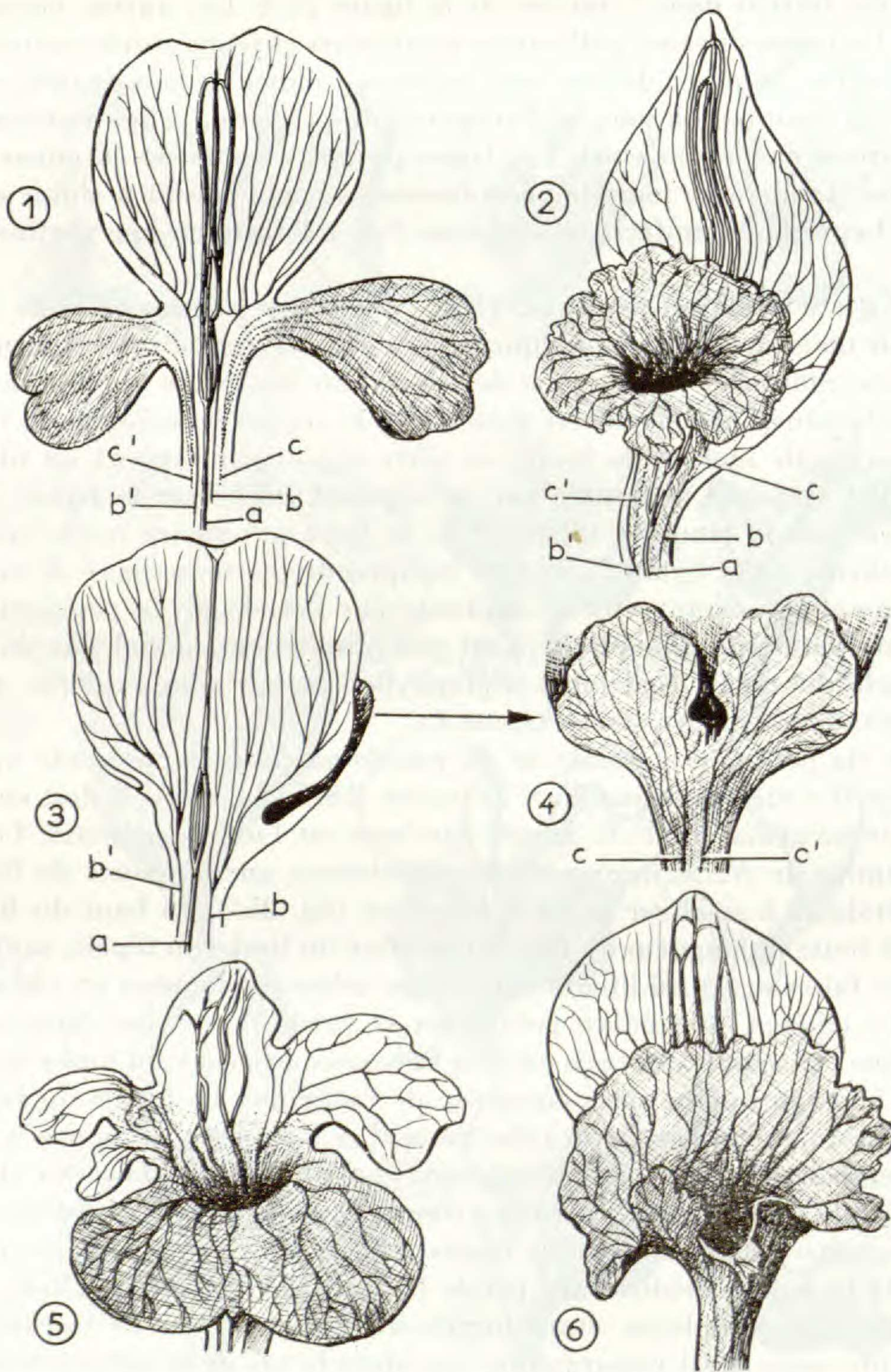


FIG. 25. — *Narcissus* × *incomparabilis*, étamines pétaloïdes, vues ventrales sauf en 3 : 1, Filet bifacial, deux lobes coronaux latéraux. 2, Reploiement en avant de l'unité coronale, formant une scyphie. 3, Étamine pétaloïde vue de dos montrant la dissociation du faisceau staminal dans la zone supérieure du filet. 4, Région supérieure du filet de la même, avec unité coronale faite de deux lobes, dont les marges se rencontrent médio-ventralement en une zone transverse. 5, Étamines dont la région anthérale de la lame postérieure est encore distincte des régions latérales surajoutées (comparer à la figure 24/3). Unité coronale bilobée mais continue. 6, Scyphie formée par le reploiement de l'unité coronale. *a* faisceau staminal, se dissociant lors de la pétalisation, *b-b'* faisceaux irriguant les portions latérales surajoutées de la lame postérieure de l'étamine puis du tépale qu'elle engendre, *c-c'* faisceaux irriguant les lobes de l'unité coronale, issus eux-mêmes de *b* et *b'*.

sion de deux faisceaux b et b′ de l'onglet et surajoutés de part et d'autre du faisceau staminal complexe. Dans la figure 25/5, la portion médiane, anthérale, est irriguée par les seuls produits de la dissociation du faisceau staminal, tandis que les faisceaux surajoutés passent dans les lobes pétaloïdes latéraux qui sont eux-mêmes surajoutés par rapport à l'anthère, et vont se fondre à elle, lorsque la pétalisation sera parfaite, pour former la lame postérieure du tépale, c'est-à-dire la lame tépalaire proprement dite.

Les fleurs doubles de *N.* × *incomparabilis* montrent aussi des modifications tératologiques de leurs étamines pétaloïdes qui vont nous rappeler des dispositions observées dans d'autres phyllomes.

Les bords latéraux de l'unité coronale d'un tépale provenant d'une étamine pétaloïde (fig. 25/6) peuvent se reployer ventralement à leur tour, de sorte que l'unité coronale forme une scyphie. Comme cette unité coronale a une orientation inversée, dirigeant sa face morphologiquement dorsale vers l'intérieur de la fleur, la scyphie présente cette surface dorsale vers sa cavité. Le reploiement de l'unité coronale implique, au moins dans sa partie supérieure, celui du filet qui la porte, et comme ce filet est déjà unifacial, il devient si l'on veut, au moins vers le haut, doublement unifacial ou hyper-unifacial, comme le fera comprendre la figure 27/11. Cette modification est tout à fait comparable à l'enroulement de l'écaille nectarifère de *Ranunculus* (fig. 9/1), elle aussi lame antérieure d'un pétale diplophylle, mais à onglet très réduit.

Une autre catégorie de scyphies coronales se voit dans les étamines pétaloïdes de Narcisse. L'unité coronale peut en effet se plisser vers l'intérieur (fig. 26/6) et tendre à isoler ainsi un cornet interne. Si les régions coronales qui joignent les marges du cornet à celles du tépale ne prolifèrent plus, on obtient une scyphie qui en apparence est portée par la face ventrale du tépale, ou domine ventralement son onglet (fig. 26/2-3, 7). Une pareille scyphie présente médio-ventralement une ligne d'union congénitale des marges de la portion de lame antérieure qui la constitue, et ces marges, en dessous de l'insertion du pédoncule de la scyphie, se joignent nécessairement à celles du limbe du tépale. La ligne marginale qui assure cette jonction est en fait inapparente (fig. 26/2-3) mais pourrait sans doute être mise en évidence par quelque traitement hormonal qui déterminerait sa prolifération.

On notera que ces scyphies, comme les précédentes, montrent leur face morphologiquement abaxiale vers leur cavité. C'est ce que confirme l'étude anatomique (fig. 26/2-3) qui fait apparaître, de plus, que la scyphie est congénitalement adnée vers le bas à la lame tépalaire : sa zone d'insertion a subi un allongement intercalaire.

Une scyphie ainsi formée par plissement peut elle-même plisser sa région adjacente au tépale vers l'intérieur de sa propre cavité (fig. 26/10). Si elle se trouve isolée supérieurement par le procédé que nous venons de voir, on obtient deux scyphies emboîtées (fig. 26/11). Dans la figure 26/11, la scyphie la plus interne présente un pointement dont l'interprétation n'est pas facile. Il pourrait s'agir d'un lobe marginal (médio-ventral) passé lui aussi dans la scyphie par pincement marginal. Le processus observé effectivement lors du plissement de la scyphie de la figure 26/10 est celui-même que nous avions postulé pour interpréter la naissance de la scyphie emboîtée dans celle formée par l'écaille nectarifère de *Ranunculus* (fig. 9/5-7). Dans ce cas, on voit que l'onglet unifacial doit présenter, supérieurement au moins, une morphologie fort complexe, reflétant les plissements du limbe qui le domine. Si le limbe en effet naît de façon très précisément plissée, il faut bien qu'une cause maté-

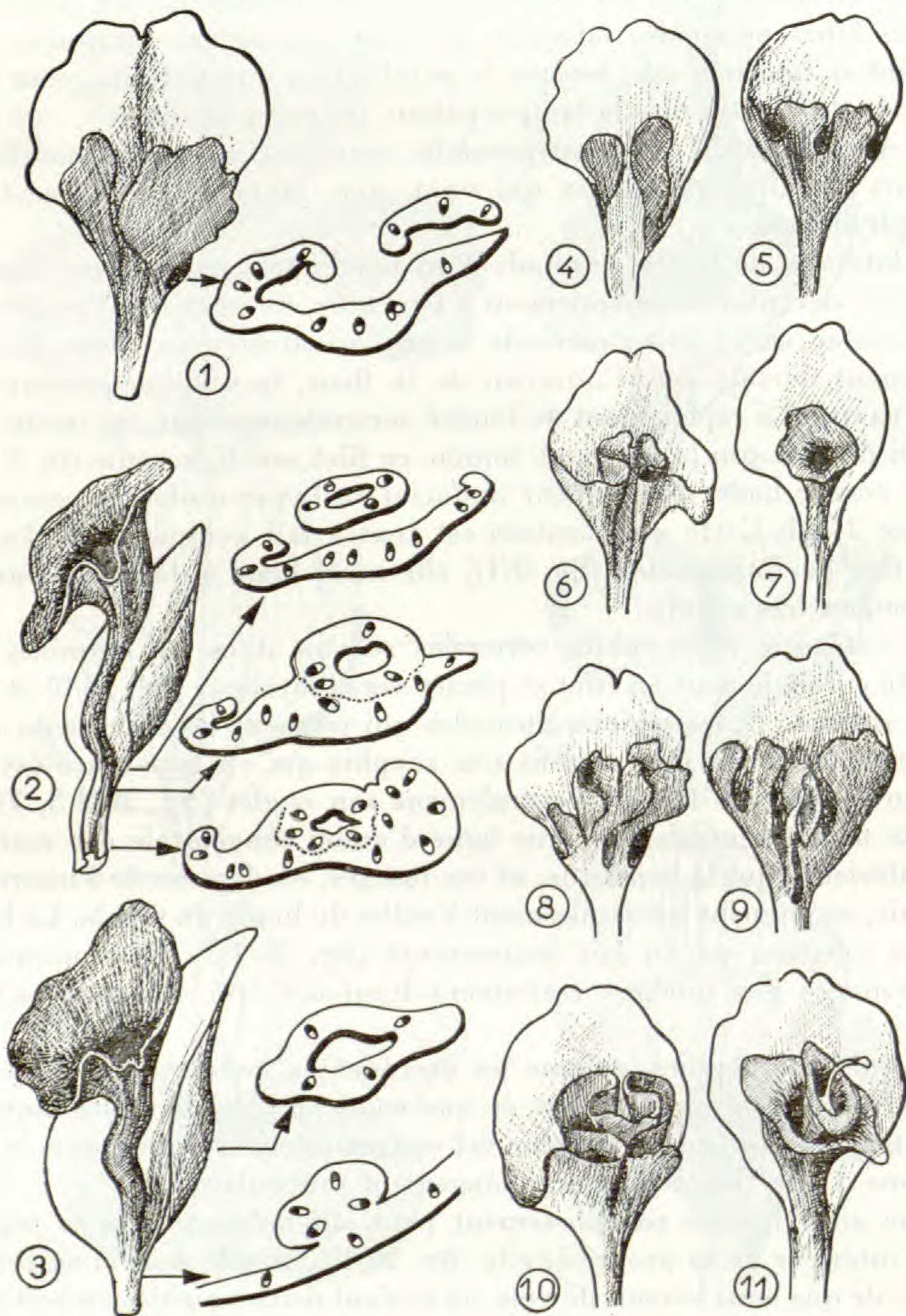


Fig. 26. — *Narcissus* × *incomparabilis*. Étamines pétaloïdes à lobes coronaux libres (1, 4) ou formant une unité coronale (5) qui peut se reployer en scyphie (6, 7) susceptible elle-même d'isoler une scyphie secondaire interne (10, 11) ou de paraître isolée laminalement (2, 3). Les bords de l'unité coronale peuvent aussi être lobés (8), certains lobes pouvant s'enrouler en petites scyphies (9). (Autres explications dans le texte.)

rielle détermine le cours des lignes cellulaires impliquées dans sa genèse. Cette même cause agira sans doute dans la portion juste sous-jacente qui s'allonge en onglet, et c'est pourquoi on pourra dire que celui-ci, de façon latente au moins, recèle de pareils plissements. Selon nous, ce sont des causes de ce genre qui sont responsables des plissements des chaînes vasculaires des pétioles (Guédès, 1972*a*, 1979). L'étude anatomique de tépales de Narcisse à lame antérieure scyphiée ainsi de façon complexe n'a pas encore été faite.

Il arrive chez *Narcissus* × *incomparabilis* que la lame antérieure se développe sous forme de plusieurs petits lobes coronaux (fig. 26/8) : elle se présente alors sous forme de plusieurs folioles. L'une d'elles peut reployer inférieurement ses marges et former ainsi une petite scyphie mériphylle (fig. 26/9) organisée comme celles que nous avons vues chez *Pelargonium* × *hortorum* (fig. 2/1), c'est-à-dire dont la face morphologiquement abaxiale se trouve vers l'intérieur.

Narcissus tazetta L. présente aussi des formes à fleurs doubles (fig. 27/2), et elles permettent des observations identiques à celles détaillées à propos de *N.* × *incomparabilis*. Les étamines s'y transforment en périgones surnuméraires et leurs lames antérieures forment les paracorolles de ceux-ci. Dans la figure 27/8, la lame antérieure a différencié les deux sacs polliniques ventraux (antérieurs) tandis que la lame postérieure, pétaloïde, est stérile. Elle l'est dans tous les autres cas figurés, où les sacs polliniques ventraux se trouvent encore en place, mais isolés par rapport au reste de la lame antérieure qui, au moyen d'un double plissement de part et d'autre de leur base, rétablit sa continuité médio-ventrale et forme une unité coronale.

Lors de la transformation en tépale d'une étamine de Narcisse, on voit donc que la lame antérieure ne devient pas à proprement parler l'unité coronale. Elle demeure adhérente à la lame postérieure, formant encore les sacs antérieurs, puis disparaît, tandis que la zone transverse qui la portait forme maintenant les lobes coronaux. Ceux-ci, grâce à un double plissement, peuvent s'unir en une sorte de lame ventrale néoformée qui est une unité coronale. Ce mode de transformation rappelle tout à fait celui de l'étamine de Véronique en carpelle (Guédès, 1968*a*, 1972*a*). Le carpelle est dans ce cas pelté (ascidié), l'étamine comme toujours est diplophylle, mais ce n'est pas la lame antérieure de cette dernière qui forme la portion ventrale du carpelle. La lame antérieure de l'étamine, appliquée contre la postérieure, développe longtemps encore les sacs polliniques antérieurs, puis elle disparaît. La région ventrale de la paroi carpellaire est formée par l'union congénitale de portions tissulaires intercalaires apparues de chaque côté entre la lame antérieure et la lame postérieure. Dans l'étamine de Narcisse, la lame antérieure proprement dite peut être pétaloïde, mais il semble y avoir incompatibilité entre une différenciation staminale d'un lobe antérieur et sa différenciation paracoronale. Le lobe paracoronal est formé par la même zone transverse, parallèlement au lobe antérieur staminal (fig. 27/1), mais on peut dire que l'unité coronale formée de l'union des deux lobes paracoronaux n'est pas réellement homologue de la lame antérieure faite des deux lobes staminaux réunis. Dans le tépale normal, l'unité coronale représente l'ensemble de la lame antérieure mais, si une différenciation staminale intervient, alors les formations antérieures se répartissent en une paire de lobes staminaux et une paire de lobes coronaux. Dans l'étamine, les lobes staminaux représentent l'ensemble de la lame antérieure. Si l'on veut comparer les primordiums des deux types de phyllomes, on doit sans doute admettre que des cellules placées de la même façon dans la région médio-ventrale donnent naissance soit à la lame antérieure staminale

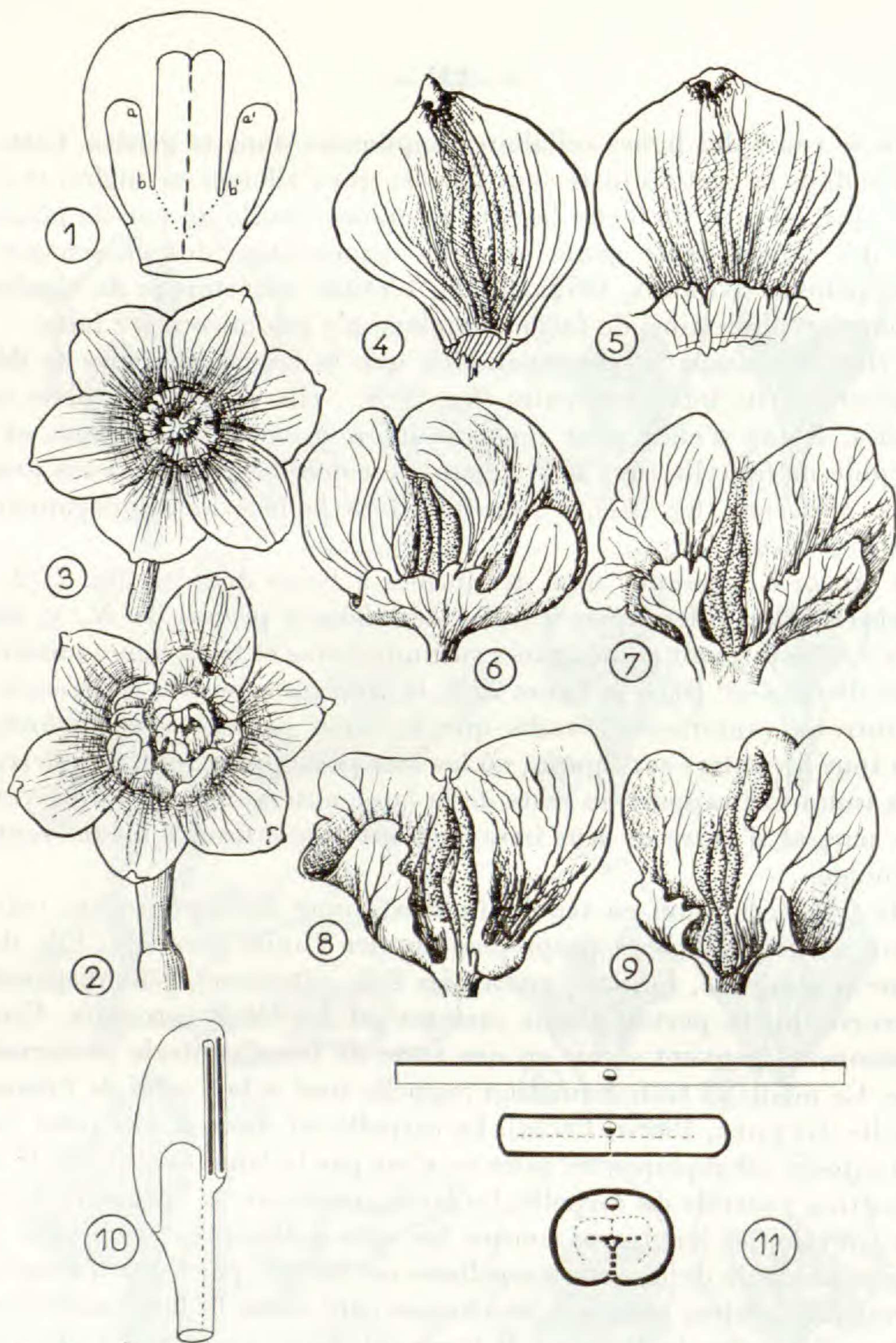


Fig. 27. — 1, Schéma d'une étamine pétaloïde de Narcisse. Vue ventrale. La zone transverse forme médio-ventralement les deux lobes constitutifs de la lame antérieure de l'étamine, et latéralement les deux lobes coronaux. L'union de ceux-ci le long des segments ab-a′b′ conduit à la formation de l'unité coronale, dont la continuité s'établit en avant de la lame antérieure. 2-9, *Narcissus tazetta* : 2, Fleur double. 3, Fleur simple. 4, Portion libre d'un tépale, vue ventrale. 5-9, Étamines pétaloïdes, vues ventrales. La lame ventrale de l'étamine demeure pollinifère tandis que se différencient les lobes coronaux (7-8) qui se séparent de celle-ci (9) et s'unissent en une unité coronale (6), puis la lame antérieure et ses sacs polliniques disparaissent (5). (Voir texte et comparer à la figure 27/1.) 10, Schéma de la transformation de l'étamine de Narcisse en tépale (comparer à la figure 27/1), vue ventrale. Le lobe constituant la lame antérieure staminale à gauche est supposé disparu. Le lobe coronal est développé de ce côté, et incorpore, comme la lame postérieure, la portion supérieure du filet. A droite, l'étamine est normale, avec un lobe staminal antérieur et sans lobe coronal. 11, Hyperunifacialité. Un phyllome bifacial (en haut), dont la face dorsale est marquée d'un trait épais, se reploie vers l'intérieur et forme une structure épiunifaciale (au milieu), limitée tout autour par sa face morphologiquement dorsale. Ainsi épiunifacial, le phyllome se reploie à nouveau ventralement (en bas) en une structure hyperunifaciale, limitée à nouveau par sa face morphologiquement dorsale. (Voir texte.) Les zones d'union congénitale sont marquées par des tiretés.

soit à l'unité coronale. Néanmoins, l'inexistence de structures à la fois coronales et pollinifères empêche selon nous de parler d'homologie parfaite (voir Guédès, 1979).

Dans ses commentaires sur les stamino-carpelles, l'un de nous (Guédès, 1972*a*) a rapporté des cas tels que celui de *Veronica* au type *Sempervivum*, qui se caractérise par la disparition de la lame antérieure de l'étamine et la formation de la lame carpellaire, même ascidiée, par la seule lame postérieure staminale, éventuellement augmentée d'éléments latéraux surajoutés. Ici également, le tépale est diplophylle, mais n'incorpore pourtant pas la lame antérieure de l'étamine, diplophylle elle aussi.

Virescence staminale chez *Tropaeolum majus* L.

Bien que ce sujet ait été abordé plusieurs fois dans la période récente (Jaeger, 1961 ; Dupuy, 1963), il peut être utile de fournir quelques données supplémentaires sur la foliarisation de l'étamine de Capucine, car les morphoses observées s'intègrent parfaitement à la série de celles décrites ici dans d'autres plantes.

La Capucine est fort sujette aux virescences, dues sans doute à des mycoplasmes, mais elle n'est pas un matériel très propice à la démonstration de la morphologie diplophylle de l'étamine. Ses feuilles végétatives sont en effet peltées et, lorsque l'étamine prend la forme d'une feuille, on peut se demander si la morphologie peltée-diplophylle qu'elle présente n'est pas plutôt l'annonce de la morphologie foliaire que la mise en évidence de la morphologie staminale. Fort heureusement, la structure diplophylle de l'étamine est démontrée par sa très fréquente mise en évidence lors de la transformation d'étamines en pétales ou feuilles qui ne sont eux-mêmes nullement peltés-diplophylles. En général, les phyllodies de Capucine sont plus fréquentes en cas de traitement par le 2.4-D qui, peut-être, agit surtout en rendant les plantes plus sensibles aux mycoplasmes.

La transformation en feuille de l'étamine de Capucine se fait selon le mode acrothèque, c'est-à-dire que, comme chez les Narcisses, les sacs polliniques résiduels se trouvent au sommet du phyllome. Il s'agit ici de foliarisation acrothèque, mais la pétalisation intervient de la même manière. Les deux lames du phyllome diplophylle sont évidentes et continues inférieurement l'une avec l'autre de chaque côté du limbe (fig. 28/1-4). Ces étamines foliarisées rappellent de façon frappante l'étamine pétaloïde de Narcisse (fig. 24/1). Devenue tout à fait stérile, l'étamine diplophylle de Capucine montre ses deux lames unies au niveau de la nervure médiane, et leurs faces morphologiquement abaxiales sont comme d'usage en regard (fig. 28/9). Le filet est occupé par un faisceau amphicribral complexe (fig. 24/8) dont Jaeger (1961) a montré qu'il correspond à l'ensemble du cercle de faisceaux du pétiole foliaire, comme le faisceau du filet staminal dont il provient. La nervure médiane est occupée par un faisceau fait de l'accolement d'un faisceau complexe à orientation normale, le médian de la lame postérieure, au faisceau ventro-médian mixte de la lame antérieure.

Par reploiement de sa zone moyenne, la lame antérieure isole souvent sa moitié supérieure sous forme d'une scyphie mériphylle (fig. 28/11-13, simple tendance à la réalisation de celle-ci ; fig. 29/1-5, 7/9, scyphie achevée). Il y a alors réduction de la région inférieure de la lame antérieure en un bourrelet unifacial, uni à la nervure médiane de la lame postérieure et limité en haut par une zone transverse qui assure la formation de la portion ventrale de la scyphie. En bas une zone transverse se reconstitue à partir des régions latérales de la lame postérieure, de sorte que la scyphie est portée en apparence par la nervure médiane d'une autre scyphie. Le phénomène est tout à fait comparable à la réalisation d'une

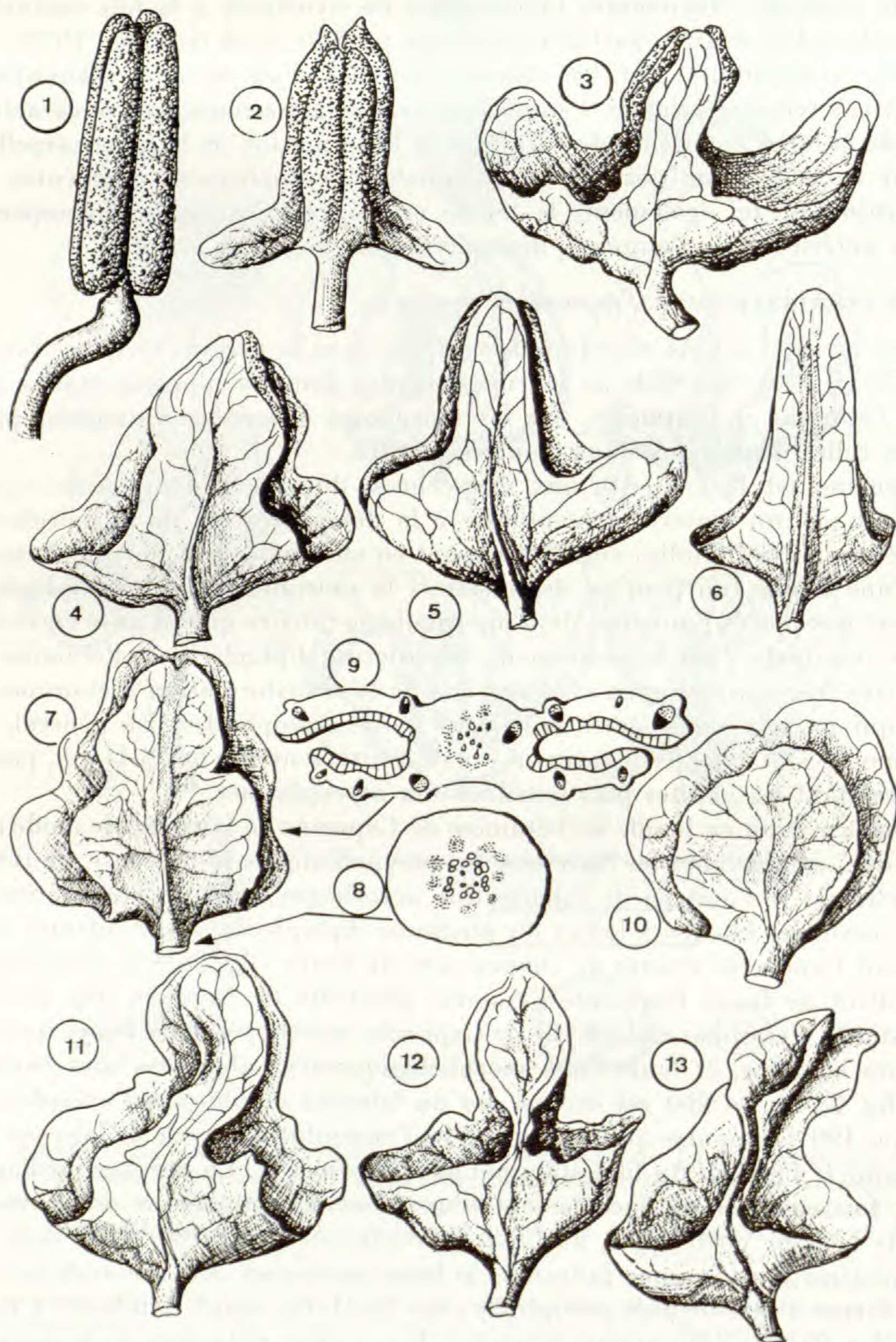


Fig. 28. — *Tropaeolum majus* : 1, Étamines normales, région anthérale. 2-13, Foliarisation de l'anthère. Vues ventrales. (Voir texte.) En 11-13, la portion supérieure de la lame antérieure tend à se séparer et se reployer en scyphie mériphylle médio-ventrale (voir la figure suivante). Noter en 8 le caractère multiple du faisceau centrique du filet et en 9 celui du faisceau médian de l'anthère.

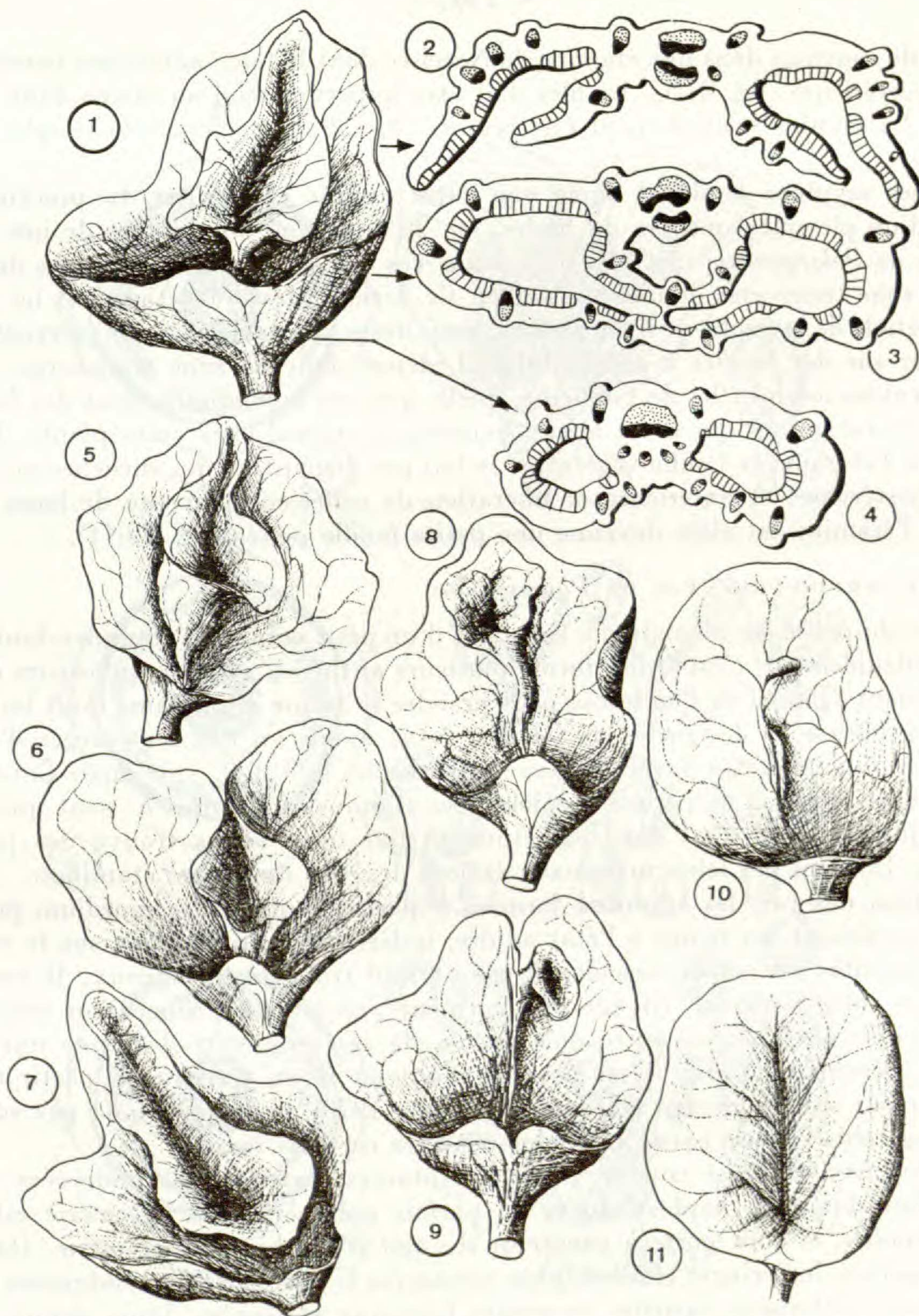


FIG. 29. — *Tropaeolum majus*, foliarisation de l'anthère, vues ventrales : 1-5, 7-9, Formation d'une scyphie mériphylle médio-ventrale, par isolement de la portion supérieure de la lame ventrale. 10, Cette scyphie est réduite à un lobule et une petite crête médiane. La lame ventrale existe en réalité dans tous ces cas sous forme d'un tube (3) ou d'un bourrelet (8-9) jusqu'au fond du cornet principal. Le mouvement qui permet son apparition est le même que celui qui assure la continuité de l'unité coronale des tépales de Narcisse tandis que subsiste la lame staminale antérieure. 11, Petit limbe pelté correspondant à un anthère très foliarisée. En 6, une scyphie ventrale semble correspondre au repli vers l'intérieur de la région médio-supérieure du limbe, avec suture des deux moitiés de celle-ci, comme dans les feuilles végétatives de *Pelargonium* (fig. 5).

lame coronale continue dans une étamine de Narcisse dont la lame antérieure persiste adnée à la lame postérieure (fig. 27/1). Le filet doit être hyperunifacial au moins dans sa partie supérieure. La scyphie ventrale peut être réduite (fig. 29/9), parfois à un simple mamelon (fig. 29/10).

Certaines scyphies semblent avoir une autre origine et résulter du pincement vers l'intérieur d'un pli apical médian du limbe (fig. 29/6) comme une partie de nos scyphies mériphylles de *Pelargonium* (fig. 5/1, 6-7). Dans ces cas, il ne s'agit donc pas de productions de la zone transverse dominant l'onglet. Ce dernier, devenu pétiole, est ici unifacial, comme le pétiole de la feuille de *Pelargonium*, mais des scyphies de ce genre peuvent évidemment exister sur des feuilles à pétiole bifacial, dénué donc de zone transverse.

Les scyphies mériphylles de Capucine, quelle que soit leur origine, sont des formations purement tératologiques qui n'ont aucun homologue normal chez cette plante. La transformation de l'étamine en feuille végétative se fait par disparition des encoches qui séparent les lames postérieure et antérieure et libération de celles-ci au niveau de leurs nervures médianes : l'étamine est alors devenue une petite feuille peltée (fig. 29/11).

L'ANDROCÉE PSEUDO-POLYMÈRE DE *Philadelphus*

Est pseudo-polymère un androcée constitué d'un petit nombre d'étamines dont chacune subit un dédoublement, c'est-à-dire forme plusieurs anthères, et même plusieurs étamines. Chaque élément primitif de l'androcée peut prendre la forme d'une lame dont les anthères ou étamines filles sont des sortes de folioles. Nous avons vu que les marges d'un limbe foliaire (*Geranium*, fig. 1/4-5) ou pétalaire (*Narcissus*, fig. 26/9, voir aussi ČELAKOVSKY, 1898*a*) peuvent produire de petites scyphies. Les étamines foliolaires ne sont que des scyphies diplophylles, et il n'est donc pas étonnant que nous ayons trouvé des pétales de *Clarkia* (fig. 15) dont des lobes marginaux étaient devenus de petites étamines.

Dans bien des cas, les étamines formées à partir d'un seul primordium primitif de l'androcée paraissent, au moins à l'état adulte, isolées dès leur insertion sur le réceptacle mais leur ensemble est encore vascularisé par un seul tronc libéro-ligneux. Il semble que dans ces cas intervienne un clivage extrêmement précoce du primordium originel avec régulation embryologique, de sorte que chacun de ses fragments devienne une étamine parfaite. Expérimentalement, il est possible d'obtenir deux étamines à partir d'un seul primordium par simple clivage chirurgical (HICKS, 1973) et il n'est donc pas surprenant qu'un clivage plus intense existe normalement chez certains taxons.

Chez les Saxifragacées comme chez les Rutacées, existent des androcées obdiplostémones, diplostémones, haplostémones ou parfois polymères. La polymérie est évoluée dans ces familles, et tout porte à penser qu'il s'agit d'une pseudo-polymérie. Dans le cas des Saxifragacées, le Seringat (*Philadelphus coronarius* L.) présente de nombreuses étamines qui sont assez nettement réparties en quatre faisceaux épisépales. Dans chaque faisceau, les étamines médianes sont les plus grandes, la taille de leurs voisines diminuant progressivement de part et d'autre (fig. 30/1-2). Il paraît donc bien s'agir d'un androcée pseudo-polymère, en réalité haplostémone et tétramère comme les autres verticilles de la fleur de cette espèce. C'était déjà l'opinion de PAYER (1857).

On pourrait penser que le traitement d'un pareil androcée par le 2.4-D détermine le développement de structures correspondant à chacune des quatre étamines primordiales. Nous n'avons que très partiellement obtenu ce résultat. Des soudures entre filets peuvent

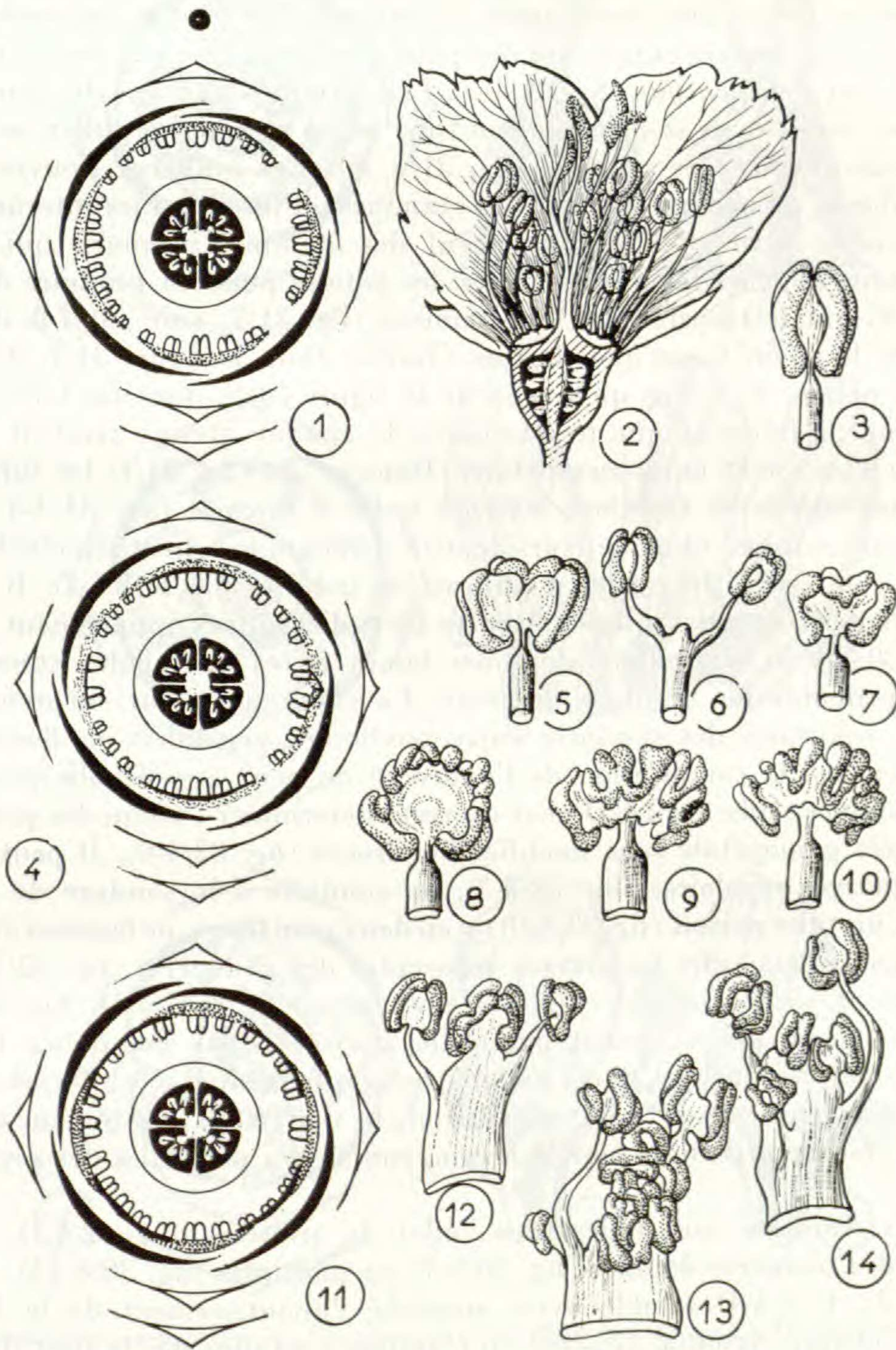


FIG. 30. — *Philadelphus coronarius* : 1, Diagramme de la fleur normale. Pétales en noir. Les groupes staminaux sont soulignés par des arcs grisés qui correspondent aux primordiums visibles au début de l'ontogénie (voir PAYER, 1857). 2, Coupe longitudinale d'une fleur normale. Les étamines peuvent aussi se placer sur deux rangs dans chaque groupe. 3, Anthère normale. 4, Diagramme d'une fleur traitée par le 2.4-D. Certaines étamines sont soudées (trait noir). Comme les soudures ne sont intervenues qu'entre éléments d'un groupe, elles reviennent à une non-individualisation des éléments staminaux. 5-10, Étamines à anthères (et filets) doubles ou multiples. (Voir texte.) 11, Diagramme d'une fleur de pied traité par le 2.4-D. Soudures staminales entre pièces de groupes épisépales distincts. 12-14, Étamines à filet multiple, au moins inférieurement, résultant de soudures qui correspondent à des individualisations imparfaites des étamines d'un même groupe.

intervenir entre certaines étamines d'un groupe déterminé (fig. 30/4-10) et, dans ces cas, on peut voir parfois que les filets des étamines médianes d'un groupe épisépale forment une lame qui se soude à la surface supérieure des pétales voisins, lesquels tendent à s'involuter à la manière de ceux de *Cucurbita* (fig. 31/4-5). Les étamines latérales de chaque groupe ne s'associent pas en lame, mais se disposent en tube ou en prisme irrégulier, ce qui accentue grandement l'individualité des groupes (fig. 31/4, 6). Les anthères s'ouvrent alors vers l'intérieur du tube ou prisme que forment les étamines, et les étamines internes sont adnées à l'ovaire. Il semble aussi qu'indépendamment des étamines normales qui sont soudées à la surface externe de leurs régions reployées, les pétales puissent produire des lobes marginaux (fig. 31/8) qui se transforment en étamines (fig. 31/7, voir aussi le diagramme de la figure 31/6) de la même façon que chez les *Clarkia*. Dans la figure 31/7, deux filets sont de plus unis au pétale, de même qu'à celui de la figure 31/8, dont les lobes sont stériles.

Il est également fréquent que les étamines de chaque groupe tendent à se disposer en tube sans qu'elles soient unies aux pétales. Dans ce cas (fig. 31/1) les tubes staminaux adjacents ont souvent leurs étamines internes unies à l'ovaire (fig. 31/2-3) et confluent généralement entre voisins, quoique leur identité demeure aisément décelable.

Mais ce ne sont pas là les seules modifications induites par le 2.4-D. Il est manifeste que des soudures peuvent aussi intervenir entre filets d'étamines appartenant à des groupes différents (fig. 30/11). Il se produit alors des lames faites de folioles staminales provenant de deux primordiums originels distincts. La chose n'est pas surprenante, puisque le 2.4-D induit volontiers des soudures entre phyllomes végétatifs ou floraux différents, mais elle montre que la composition de l'androcée ne peut être établie par des travaux de ce genre considérés seuls. Le 2.4-D peut du reste déterminer l'union des pétales de Seringat en une corolle gamopétale sans modifier l'androcée (fig. 32/4-6). Il peut aussi induire des unions de marges sépalaires (fig. 32/2-3), ou conduire à la soudure de l'ensemble de tous les filets en un tube parfait (fig. 32/8-9) ou en deux gouttières, ne laissant éventuellement libres que quelques filets entre les marges adjacentes des gouttières (fig. 32/7).

Les formations pluristaminées résultant du traitement au 2.4-D (fig. 30/12-14) sont constituées d'une lame probablement unifaciale, divisée en de nombreux filets qui sont chacun terminés par une anthère. Il est possible aussi que la lame soit bifaciale, mais puisque les filets en lesquels elle se résout sont nécessairement unifaciaux, ils doivent alors présenter une zone transverse au niveau de leur insertion, comme les pétiolules des scyphies foliaires marginales.

Lorsque les étamines sont unies sous l'effet du traitement au 2.4-D, elles forment pour ainsi dire des monstres doubles (fig. 30/5-7) ou multiples (fig. 30/8-14). Dans certains cas (fig. 30/5, 7), le 2.4-D semble avoir empêché l'aboutissement de la fragmentation d'une partie du champ staminal épisépal en étamines parfaites dès le tout début du développement, alors que se formaient les anthères. Lorsque l'effet de cette substance est intervenu plus tard, l'individualisation des anthères a été respectée, mais celle de leurs filets a été affectée (fig. 30/6). Dans le cas de la figure 30/6, le 2.4-D a agi au cours de l'allongement des filets correspondant aux deux anthères, de sorte que la partie inférieure de ceux-ci, la dernière formée, constitue un filet bivalent. L'étamine bifide adnée au pétale de la figure 31/7 se comprend de même. Intervenant plus largement au moment de la formation des anthères, le 2.4-D conduit à l'apparition de monstres à un seul filet et multiples anthères (fig. 30/8-10). Intervenant largement encore, mais après l'individualisation des

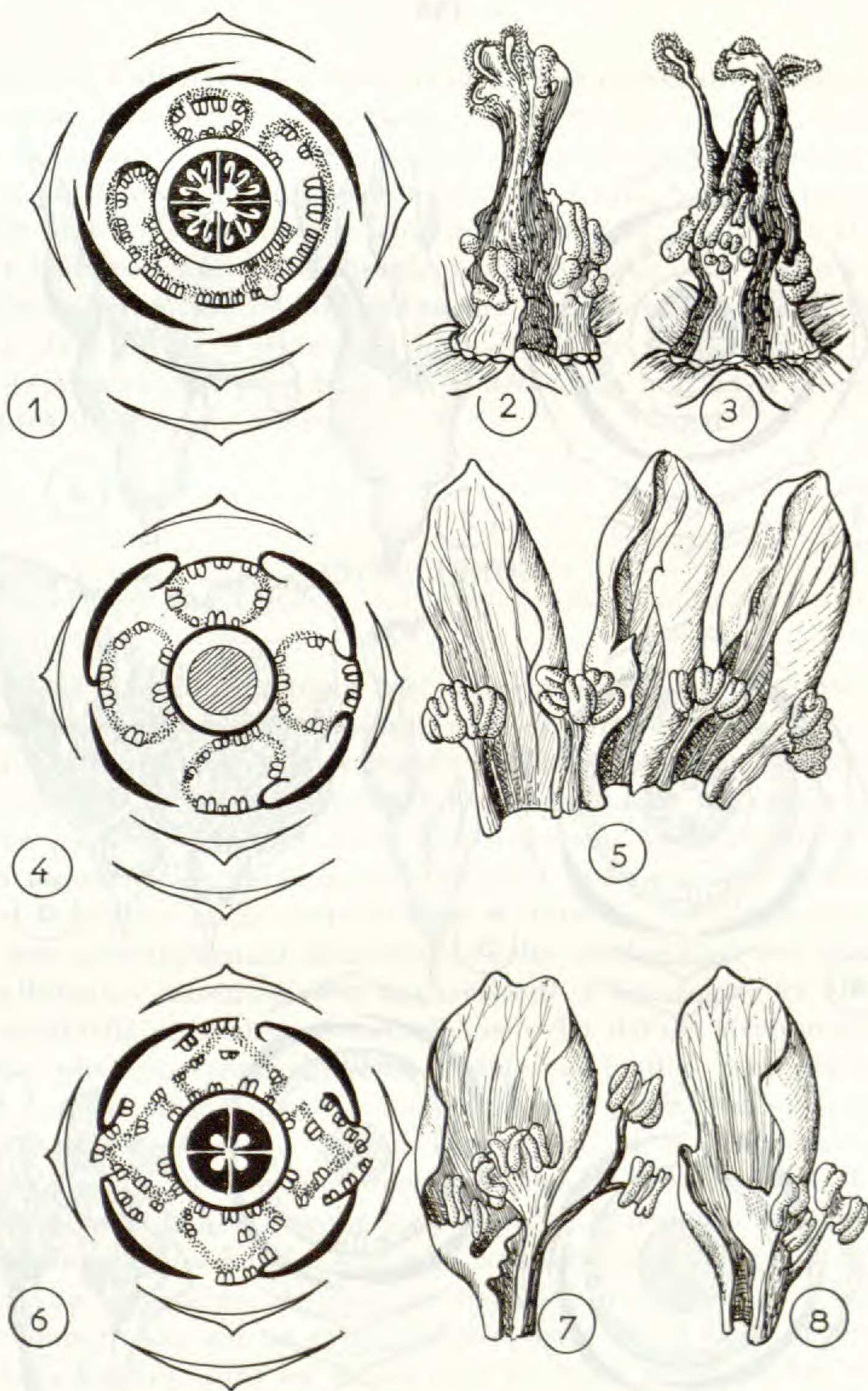


Fig. 31. — *Philadelphus coronarius* : 1, Diagramme d'une fleur traitée au 2.4-D. Enroulement des groupes épisépales d'étamines avec union (non-individualisation) de certains de leurs constituants et union vraie entre des étamines des trois groupes latéraux et inférieur. 2-3, Étamines à filet multiple adnées à l'ovaire. 4, Diagramme d'une fleur traitée au 2.4-D. Enroulement des groupes staminaux avec union de certaines de leurs étamines aux pétales et à l'ovaire. Les étamines unies aux pétales sont de plus unies entre elles (imparfaitement individualisées). Involution des marges pétalaires. 5, Portion étalée de la corolle de la fleur de la figure précédente, vue ventrale. 6, Diagramme d'une fleur traitée au 2.4-D. Formation de prismes staminaux à partir des groupes d'étamines, adnation de certaines étamines à l'ovaire et aux pétales comme en 4. Les pétales, encore involutés au bord, ont de plus formé des anthères sur leurs propres lobes inférieurs. 7, Pétale de la fleur précédente ; il a développé des anthères sur deux lobes latéraux involutés et il est uni dorsalement à une étamine bifide. 8, Pétale involuté et lobé, mais stérile, uni à une étamine multiple.

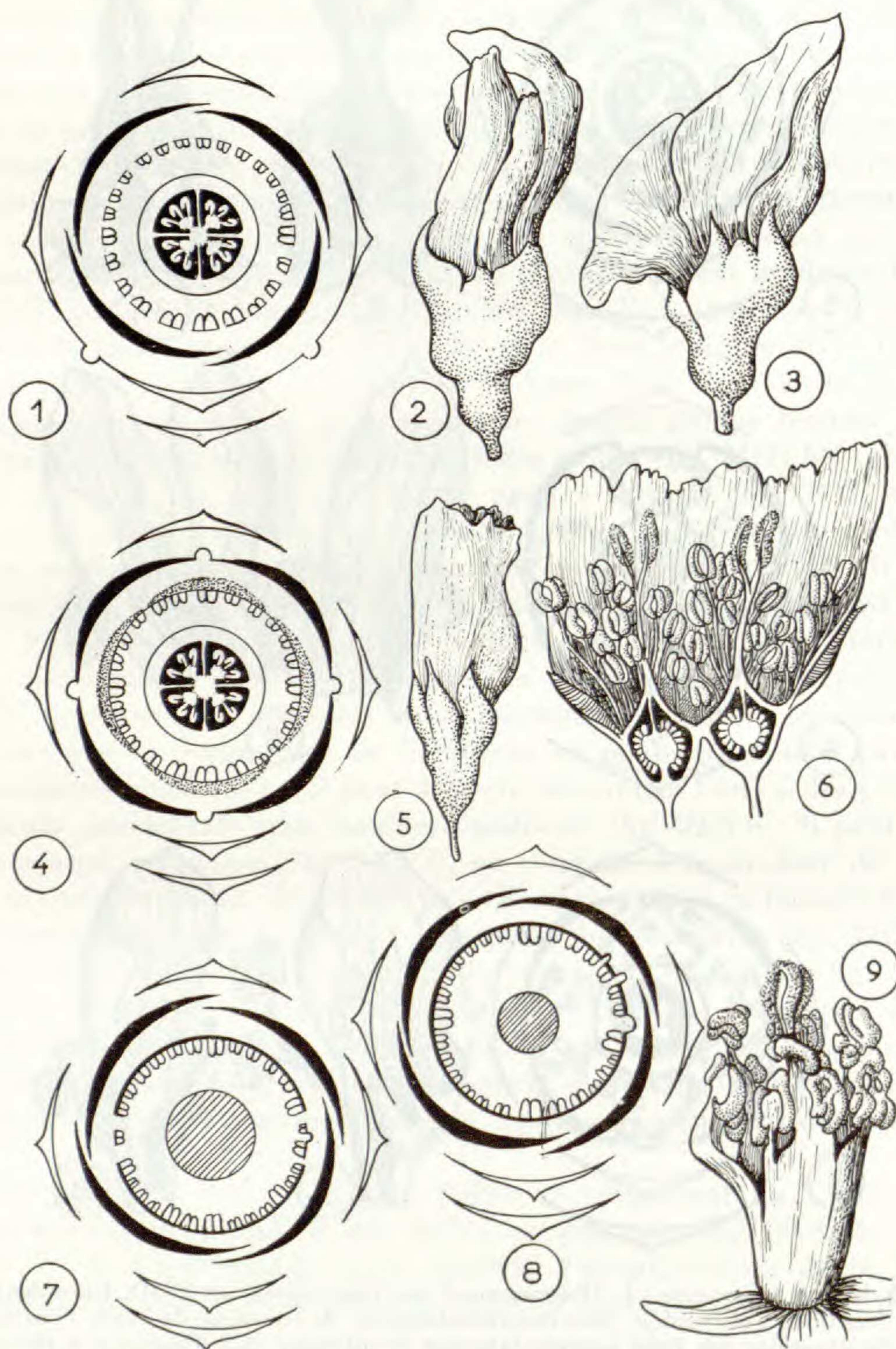


Fig. 32. — *Philadelphus coronarius* : 1, Diagramme d'une fleur à groupes staminaux peu nets, surtout l'adaxial. 2-3, Fleurs traitées par le 2.4-D. Gamosépalie, corolle réduite. 4, Diagramme d'une fleur devenue gamopétale par action du 2.4-D. Groupes staminaux assez distincts, soulignés d'arcs grisés. 5-6, Cette fleur en vue latérale, intacte et fendue. 7-8, Diagrammes de fleurs à androcée formant un tube (8) ou deux gouttières, obtenues par action du 2.4-D. Dans le tube staminal de la fleur 8 se reconnaissent les quatre grandes étamines qui marquent le milieu des groupes épisépales. 9, Androcée en tube d'une fleur du type de celle de la figure 8.

anthères et tandis que s'allongent les filets, il mène à la réalisation de lames terminées par plusieurs filets munis chacun de son anthère (fig. 30/12-14). Certains androcées normaux de *Philadelphus* et autres plantes présentent des dispositions comparables à ces diverses monstruosités, en particulier des étamines bifides. C'est sans doute en intensifiant la croissance tangentielle des constituants des champs staminaux que le 2.4-D conduit à leur réunion suivie de leur croissance en une seule masse. Lorsque cette union a lieu entre constituants d'un même champ, elle ne fait que tendre à reproduire le stade primitif, au moins typologiquement, dans lequel le champ ne formait qu'une seule étamine. Mais comme les quatre champs staminaux sont jointifs, le 2.4-D détermine tout aussi bien la confluence de portions adjacentes de champs différents.

CONCLUSION

Nous ne pouvons guère que résumer très brièvement ici les conclusions que nous avons déjà tirées de nos précédentes observations (voir en particulier Guédès, 1979) et qui se trouvent, pensons-nous, mieux établies encore après examen des présents documents.

Il n'existe point de différence tranchée entre phyllomes végétatifs et floraux, tous les intermédiaires possibles existant entre eux au moins tératologiquement. Le fait est illustré ici par la virescence de l'étamine de Capucine, et les cas de pétalisation d'étamines, de staminisation de pétales et de carpellisation d'étamines. La phyllotaxie des phyllomes végétatifs n'est pas essentiellement distincte de celle (anthotaxie) des phyllomes floraux, puisque des phyllotaxies intermédiaires apparaissent à l'occasion, ici chez le *Merremia*. Les phyllomes végétatifs présentent éventuellement des détails structuraux qui sont plus répandus dans les phyllomes reproducteurs : certaines feuilles sont peltées ou à pétiole unifacial comme certains pétales sont peltés aussi ou à onglet unifacial ; la diplophyllie, rare à l'état végétatif, est commune dans la fleur et elle est en particulier universelle chez les étamines. Le périgone de Narcisse fournit un magnifique exemple de tépales diplophylles, essentiellement organisés comme les pétales de Renoncule. Les modifications tératologiques que connaissent les feuilles sont très comparables à celles qui apparaissent dans les pièces florales, ou à certaines dispositions normales de celles-ci. La formation de scyphies mériphylles marginales sur un rachis foliaire, assez rare à l'état végétatif, semble être constante dans les carpelles, dont les ovules sont de telles scyphies, fort complexes alors. Les feuilles végétatives comme les pièces foliaires sont susceptibles de s'unir en formations plurivalentes : colliers foliaires, calices et corolles gamosépales ou gamopétales, tubes staminaux, gynécées syncarpes. Tandis que ces unions sont généralement marginales chez les feuilles et les pièces périanthaires, elles interviennent selon des régions des surfaces dorsales des phyllomes adjacents dans les pièces sexuées, qu'il s'agisse d'étamines ou de carpelles. Mais les tépales ou pétales diplophylles sont eux aussi unis selon des lignes des zones dorsales de leurs onglets unifaciaux, et même des pétales bifaciaux comme ceux de Courge peuvent, en repliant leurs marges, s'unir par leurs surfaces dorsales, à la manière des carpelles d'un gynécée à placentation pariétale.

La régulation embryonnaire permet à un seul primordium de former plusieurs phyl-

lomes. Cette manière d'exprimer les faits revient simplement à moderniser l'expression de la notion de ' dédoublement ' conçue dès 1826 par MOQUIN-TANDON, admise notamment par PAYER, et négligée pourtant de nos jours. La plus grande partie des androcées à nombreuses étamines correspondent ainsi au dédoublement de quelques étamines élémentaires. Il va de soi que la compréhension de tels androcées est indispensable à la reconstitution de la phylogénie des taxons qui les possèdent. Le dédoublement n'est pas inconnu non plus chez les corolles. Il est en rapport avec le développement des pièces foliolaires à forme de phyllomes entiers. La production de plusieurs étamines par les pétales de *Clarkia* fournit un bel exemple de ce dernier phénomène.

L'ensemble des Angiospermes, d'allure si multiforme, révèle à l'examen une homogénéité morphologique tout à fait remarquable. A tout moment le morphologiste est amené à comparer des dispositions observées dans les familles les plus diverses. De cela, il conclut que toutes les Angiospermes relèvent d'un même type morphologique. Le phylogéniste conclut, lui, qu'elles ont toutes un commun ancêtre. Mais sans en convenir généralement, il ne peut parvenir à cette conclusion que par l'admission implicite de celle du morphologiste. Comment en serait-il autrement, puisqu'il n'a pas assisté à l'évolution du groupe ?

Tous deux, quoi qu'il en soit, comprennent bien que le systématicien soit souvent dans l'embarras lorsqu'il s'agit de découper en taxons naturels un ensemble dont les membres manifestent entre eux des relations si intriquées

Nous formons finalement le souhait que ces quelques exemples contribuent à attirer l'attention sur l'intérêt des études de tératologie comparée pour la compréhension de l'organisation des plantes à graines. Ces études s'inscrivent parfaitement dans le cadre des recherches de morphogenèse. Elles font fréquemment usage d'expériences naturelles qui bien souvent sont plus instructives que celles des morphogénéticiens. Serait-il sage de leur reprocher d'être trop belles et pour cela de les répudier ?

RÉFÉRENCES

AMER, M., P. WOLTZ, B. EL AJZEIN et P. NEVILLE, 1977. — Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L. ... *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, D*, **285** : 213-216.

BAILEY, L. H., 1949. — Manual of cultivated plants. Rev. ed. New York, Mac Millan.

BAUM, H., 1952. — Die doppelspreitigen Petalen von *Ranunculus auricomus* und *neapolitanus*. *Oest. bot. Z.*, **99** : 65-77.

BREINDL, M., 1934. — Zur Kenntnis der Baumekanik des Blütenkelches der Dikotylen. *Bot. Arch.*, **35** : 191.

ČELAKOVSKY, L. J., 1898*a*. — Über die Bedeutung und den Ursprung der Paracorolle der Narcisseen. *Bull. intern. Acad. Sc. Emper. Fr.-Jos. 1er Sc. math. nat.*, 2, **7** (13) : 1-15.

— 1898*b*. — Über petaloid umgebildete Staubgefässe von *Philadelphus coronarius* und von *Deutzia crenata*. *Oest. bot. Z.*, **48** : 371-380, 416-419.

DUPUY, P., 1963. — Contribution à l'étude de quelques problèmes de morphologie et de tératologie chez les Angiospermes. Thèse, Poitiers.

GAVAUDAN, P., et P. DUPUY, 1962. — Induction expérimentale de feuilles diplophylles chez *Pelargonium zonale* L'Hér. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **156** : 352-354.

GOEBEL, K., 1886. — Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüten. *Jahrb. wiss. Bot.*, **17**, 207-296.

GUÉDÈS, M., 1966. — Stamen, tepal and corona in *Narcissus*. *Adv. Front. Pl. Sc.*, **16** : 113-116.

— 1968*a*. — Homologies de l'étamine et du carpelle chez *Veronica longifolia* L. *Bot. Jahrb.*, **88** : 382-409.

— 1968*b*. — Le carpelle et le gynécée de *Merremia angustifolia* Hall. *Cellule*, **67** : 137-161.

— 1972*a*. — Stamen-carpel homologies. *Flora*, **161** : 184-208.

— 1972*b*. — Contribution à la morphologie du phyllome. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, B, **21** : 1-180.

— 1979. — Morphology of seed plants. Vaduz, Cramer.

GUÉDÈS, M., et P. DUPUY, 1970. — Further remarks on the ' leaflet theory ' of the ovule. *New Phytol.*, **69** : 1081-1092.

GUÉDÈS, M., et P. DUPUY, 1980. — Morphology of compound leaves in the Fabaceae. *Bot. Jahrb.*, sous presse.

GUÉDÈS, M., et J.-P. GOURRET, 1973. — Architecture des phyllomes végétatifs et floraux. Cas de *Catharanthus roseus*. *Flora*, **162** : 309-334.

HAGEMANN, W., 1970. — Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. *Bot. Jahrb.*, **90** : 297-413.

HICKS, G. S., 1972. — Development in vitro of surgically halved stamen primordia of tobacco. *Can. J. Bot.*, **50** : 2396-2400.

HIEPKO, P., 1964. — Das zentrifugale Androeceum der Paeoniaceae. *Ber dt. bot. Ges.*, **87** : 427-435.

— 1965. — Vergleichend-morphologische... Untersuchungen über das Perianth der Polycarpicae. *Bot. Jahrb.*, **84** : 359-426.

HIRMER, M., 1931. — Zur Kenntnis der Schraubenstellungen im Pflanzenreich. *Planta*, **14** : 132-206.

JAEGER, I., 1961. — Vergleichend-morphologische Untersuchungen des Gefässbündelsystems peltater Nektar- und Kronblätter sowie verbildeter Staubblätter. *Oest. bot. Z.*, **108** : 433-504.

LYNDON, R. F., 1978*a*. — Flower development in *Silene*... *Ann. Bot.*, **42** : 1343-1348.

— 1978*b*. — Phyllotaxis and the initiation of primordia during flower development in *Silene*. *Ann. Bot.*, **42** : 1349-1360.

MASTERS, M. T., 1869. — Vegetable teratology. Londres, Ray Society.

MOQUIN-TANDON, A., 1826. — Essai sur les dédoublements... Montpellier.

MULLER, J., 1863. — Notice sur la nature des anthères d'après une monstruosité de *Jatropha pohliana*. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, **17** : 449-453.

NEVILLE, P., 1968. — Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* I. *Ann. Sci. nat., Bot.* 12e sér., **9** : 433-510.

PAYER, J.-B., 1857. — Traité d'organogénie comparée de la fleur. 2 vol., Paris, Masson.

PENZIG, O., 1884. — Miscellanea teratologica. *Mem. reale Ist. lomb. Sc. Lett.*, **15**, 177-212.

— 1921-22. — Pflanzenteratologie, 2te Aufl. 3 vol. Berlin, Borntraeger.

PURI, V., 1954. — Studies in floral morphology VII. On placentation in the Cucurbitaceae. *Phytomorphology*, **4** : 278-299.

RAUD, G., 1963. — Organographie de la capsule de *Datura stramonium* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **110** : 216-238.

RAUH, W., 1942. — Über Blattbildung von *Discopleura capillacea*. *Bot. Arch.*, **44** : 8-27.

RODIGAS, E., 1866. — Notice sur les ascidies tératologiques d'un *Caragana*. *Bull. Soc. Bot. Belg.*, **5** : 113-121.

SACHS, T., 1969. — Regeneration experiments on the determination of the form of leaves. *Israel J. Bot.*, **18** : 21-30.

SATTLER, R., 1973. — Organogenesis of flowers. Toronto, Toronto University Press.

SCHOFFEL, K., 1932. — Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. *Planta*, **17** : 315-371.

SCHOUTE, J. C., 1935. — On corolla aestivation and phyllotaxis of floral phyllomes. *Verh. K. Akad. Wet.*, Amsterdam, Afd. Nat. 2. Sect., **34** (4) : [LV-] 77 p.

TROLL, W., 1939. — Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen I. Vegetations-organe 2. Berlin, Borntraeger. Réimpr. Koenigstein/Ts, Koeltz, 1967.

VAN TIEGHEM, P., 1875. — Recherches sur la structure du pistil et l'anatomie comparée de la fleur. *Mém. prés. div. Sav. Inst. Fr.*, **21** : 1-261 (paru en 1871).

WORSDELL, W. C., 1915-16. — The principles of plant teratology. 2 vol. Londres, Ray Society.

WYDLER, H., 1852. — Über Verdoppelung der Blattspreite. *Flora*, **25** : 737-743.

Manuscrit déposé le 13 novembre 1979.